

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 72

1

ЯНВАРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1987

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. Н. Мартянова* и *О. В. Олендская*

Сдано в набор 11.10.86. Подписано к печати 4.01.87. М-17002. Формат бумаги 70×108^{1/16}.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 12,60.
Усл. кр.-отт. 13,13. Уч. изд. л. 13,04. Тираж 2567. Тип. зак. 863.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 72

1

ЯНВАРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1987

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), [Т. И. Серебрякова], А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), [T. I. Serebryakova], A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

УДК 582.251 : 576.31

С. А. Карпов

СТРОЕНИЕ АКСОМЕЫ И НАРУЖНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ЖГУТИКА У ПОДВИЖНЫХ КЛЕТОК ВОДОРΟΣЛЕЙ И У БЕСЦВЕТНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

S. A. K A R P O V. THE STRUCTURE OF THE AXONEME AND THE EXTERNAL FLAGELLUM
ELEMENTS IN MOTILE CELLS OF ALGAE AND IN COLOURLESS FLAGELLATES

Рассмотрены особенности строения аксомеры и покровных элементов жгутика у подвижных клеток водорослей, бесцветных жгутиконосцев и зооспор грибов. Выявлены некоторые закономерности в распределении волосков и чешуек на жгутиках. Оценивается значение этих структур для систематики жгутиконосцев.

В результате расширения электронно-микроскопических исследований все большее значение в систематике водорослей и бесцветных жгутиконосцев стали приобретать признаки ультратонкого строения клетки. Использование их привело к тому, что в пределах водорослей было выделено несколько новых классов: *Haptophyceae* (Christensen, 1962; Hibberd, 1976a), *Prasinophyceae* (Christensen, 1962; Chadeaud, 1977), *Eustigmatophyceae* (Hibberd, Leedale, 1971), *Glaucophyceae* (Kies, 1980) и даже новый отдел *Chlorarachniophyta* (Hibberd, Norris, 1984), а у бесцветных жгутиконосцев — новые отряды: ¹ *Phalansteriomonada*, *Spongomonada* (Hibberd, 1983) и *Pseudodendromonada* (Hibberd, 1985). При этом основной упор авторы этих таксонов делали на особенности подвижных жгутиковых клеток, которые за пределами *Rhodophyta* встречаются во всех классах эукариотических водорослей. Подвижные клетки (вегетативные особи, зооспоры, гаметы) обычно несут один или несколько жгутиков. Некоторые черты строения их жгутикового аппарата оказались важными для филогенетических построений. Это увеличило и число используемых в макросистематике водорослей признаков. Появилась возможность выяснить более детально и описать филогенетические связи в пределах крупных таксонов водорослей и сравнивать их с бесцветными жгутиконосцами.

Многие авторы не без основания считают жгутиковый аппарат наиболее консервативной структурой, возникшей лишь однажды и медленно менявшейся в процессе эволюции (Manton, 1965; Dodge, 1973, 1974, 1979; Stewart, Mattox, 1975, 1980; Серавин, 1980; Lynn, Small, 1981).

Закключение о структурном консерватизме жгутиков сделано на основании слабой изменчивости аксомеры, которая почти во всех случаях имеет набор микротрубочек $9 \times 2 + 2$ ($9 + 2$), и кинетосомы (базального тела жгутика) с набором микротрубочек $9 \times 3 + 0$ ($9 + 0$). Предполагается, что и связанные с ними структуры тоже достаточно консервативны, а появляющиеся отклонения могут отражать важные эволюционные события в развитии жгутиконосцев² (табл. 1). Следовательно, строение жгутикового аппарата может быть использовано для их макросистематики и филогении.

¹ Ранг всех таксонов бесцветных жгутиконосцев в настоящей работе повышен до класса.

² Здесь и далее жгутиконосцами мы будем для удобства называть бесцветных жгутиконосцев, вегетативные и репродуктивные жгутиковые формы водорослей и зооспоры грибов (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Классы бесцветных жгутиконосцев, водорослей и грибов,
имеющие в жизненном цикле жгутиковые формы
(по: Dodge, 1973, 1979; Серавин, 1980; Barr, 1981; Moestrup, 1982)

Водоросли	Бесцветные жгутиконосцы	Зооспоровые грибы
<i>Dinophyceae</i> <i>Cryptophyceae</i> <i>Chloromonadophyceae</i> <i>Chrysophyceae</i> (+зооспоры) <i>Xanthophyceae</i> (зооспоры) <i>Eustigmatophyceae</i> (зооспоры) <i>Haptophyceae</i> (= <i>Prymnesiophyceae</i>) <i>Chlorophyceae</i> (+зооспоры и гаметы) <i>Prasinophyceae</i> <i>Euglenophyceae</i> <i>Glaucophyceae</i> <i>Bacillariophyceae</i> (гаметы) <i>Charophyceae</i> (зооспоры и гаметы) <i>Phaeophyceae</i> (зооспоры и гаметы) <i>Chlorarachniophyceae</i> (зооспоры)	<i>Choanomonada</i> <i>Kinetoplastmonada</i> <i>Bicosoecomonada</i> <i>Phalansteriomonada</i> <i>Spongomonada</i> <i>Pseudodendromonada</i> <i>Proteromonada</i> <i>Retortamonada</i> <i>Diplomonada</i> <i>Oxymonada</i> <i>Trichomonada</i> <i>Hypermastigomonada</i>	<i>Oomycetes</i> (зооспоры) <i>Chytridiomycetes</i> (зооспоры) <i>Hyphochytridiomycetes</i> (зооспоры) <i>Plasmodiophoromycetes</i> (зооспоры)

Понятно, что особенности строения жгутикового аппарата не являются абсолютными признаками, а должны быть использованы наряду с другими как цитологическими, так и традиционными характеристиками (Mattox, Stewart, 1984; O'Kelly, Floyd, 1984b). Однако в ряде случаев признаки жгутикового аппарата могут быть ведущими, особенно если авторы признают первичность жгутиковых форм в филогении эукариот (Taylor, 1978; Серавин, 1980; Mattox, Stewart, 1984).

Структура жгутикового аппарата детально изучена преимущественно у подвижных клеток зеленых водорослей. К настоящему времени появилось много обзоров и сводок по этой интересной группе организмов (Stewart, Mattox, 1975, 1978; Moestrup, 1978; Melkonian, 1978, 1980, 1982, 1984; Mattox, Stewart, 1984; O'Kelly, Floyd, 1984a, b). Они основаны на анализе строения вегетативных клеток, гамет и зооспор около 200 видов хлорофитовых, харовых и прازیнофитовых водорослей.

Жгутиковые формы остальных систематических групп водорослей изучены в гораздо меньшей степени и очень неодинаково. Сведения о строении их жгутиковых аппаратов разбросаны в различных обзорах (Dodge, 1973, 1979; Седова, 1977; Leedale, 1980; Stewart, Mattox, 1980). Совсем немного обобщающих работ, в которых рассматриваются и пигментированные, и бесцветные флагеллаты (Taylor, 1976; Серавин, 1980; Карпов, 1984).

Строение жгутикового аппарата водорослей и некоторых бесцветных жгутиконосцев детально рассмотрено только в сводке Ø. Moestrup (1982). Автор выделяет целый ряд структур жгутика, на которые так или иначе обращают внимание исследователи: наружные элементы жгутика (чешуйки и волоски), аксонома, параксиальные структуры, переходная зона жгутика, кинетосомы и связанные с ними корешки. По мере совершенствования методов электронной микроскопии акценты в рассмотрении жгутикового аппарата переносятся с его наружных особенностей, которые изучались в ранних работах (Manton, 1965; Dodge, 1973), на строение переходной зоны и корешковой системы (Stewart, Mattox, 1975, 1978, 1980; Hibberd, 1976a, 1979, 1980a, b, c; Moestrup, 1978, 1982; Melkonian, 1980, 1982; Norris, 1980). Однако продолжают расширяться и углубляться исследования поверхностных образований жгутиков (см. Moestrup, 1982) и их внутренней части (Melkonian, 1984). В связи с появлением новых данных и попытками использовать особенности аксономы и покровных элементов жгутика в качестве систематических признаков зеленых водорослей нам представляется важным сравнить эти характеристики во всех классах жгутиконосцев и оценить их возможное таксономическое значение.

Аксонемой, или аксиальной нитью, обычно называют микротрубочковые образования, составляющие основу жгутиков, ресничек, аксоподий и филоподий. Строение аксонем у эукариот сильно различается по числу и взаимному расположению микротрубочек (Серавин, 1985). В пределах жгутиконосцев разнообразие аксонем по этим признакам не так велико и в подавляющем большинстве случаев ограничено схемой 9+2. Это означает, что внутри жгутика проходят 9 пар (дублетов) периферических микротрубочек, состоящих из плотно спаянных друг с другом субфибрилл А и В, а вдоль продольной оси жгутика — 2 центральные микротрубочки (фибриллы). От А-трубочек в сторону соседнего дублета отходят пары динеиновых «ручек», а в направлении центральных микротрубочек — тонкие филаменты, называемые спицами (см. рисунок).

Всех жгутиконосцев, имеющих отклонения от этой схемы, можно разделить на 3 группы. В первую войдут вегетативные жгутиковые клетки. Изменения в структуре их аксонемы связаны преимущественно с редукцией жгутика или изменением его функции.

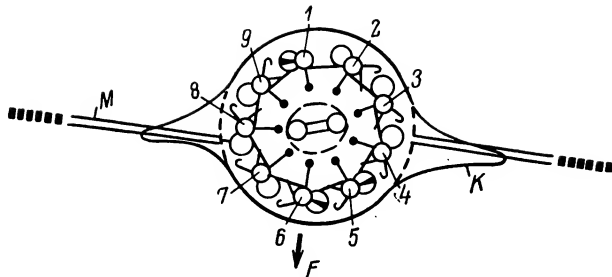
Так, в дистальной половине заднего жгутика *Bicoeca planctonica* (*Bicosoecomonada*), который выполняет функцию сократимого стебелька, число микротрубочек в аксонеме уменьшается до 4—5 одиночных фибрилл (Belcher, 1975). Короткий жгутик эвгленомонад слабо развит и не выходит за пределы жгутикового резервуара. В его аксонеме обычно отсутствуют центральные микротрубочки (Moestrup, 1982). Правда, и в длинном жгутике эвгленовых водорослей можно найти отклонения от обычной схемы. Например, на поперечных срезах длинного жгутика *Khawkinia quartana* видна только одна центральная микротрубочка, хотя авторы указывают, что их две (Schuster, Hershenov, 1974). В редуцированном жгутике гаптофитовой водоросли *Pavlova mesolychnon* также отсутствуют центральные микротрубочки, а число периферических уменьшается до 8 (Green, 1976).

Ко второй группе можно отнести репродуктивные клетки водорослей. Гаметы являются специализированными клетками, поэтому их организация по сравнению с вегетативными особями и зооспорами значительно упрощается. Этот процесс иногда затрагивает и аксонему. Например, в жгутиках сперматозоидов зеленой водоросли *Golenkinia minutissima* всего одна центральная микротрубочка (Moestrup, 1972), а в аксонеме мужских гамет диатомовой водоросли *Lithodesmium undulatum* их вообще нет (Manton, Stosch, 1966).

К третьей группе относятся изменения аксонем, вызванные мутациями. В редуцированном жгутике мутантного штамма bald-2 *Chlamydomonas reinhardtii* (*Chlorophyceae*) аксонема образована только девятью одиночными микротрубочками (Goodenough, Clair, 1975). У бледно-зеленого мутанта ac-31 *C. reinhardtii* обнаружены значительные вариации в строении аксонем. Они могут быть с тремя центральными микротрубочками и без них, с добавочными периферическими микротрубочками и с разделенными А- и В-трубочками, а также с перекладиной (септой) в В-трубочках (Gruber, Rosario, 1977).

Все эти изменения аксонем жгутиконосцев представляют собой главным образом уменьшение числа микротрубочек и наблюдаются в редуцированных жгутиках, а также у гамет и мутантов.

Углубленное электронно-микроскопическое исследование зеленых водорослей и трипаносомид (*Kinetoplastmonada*) позволило значительно расширить представления об особенностях строения аксонем. Оказалось, что перекладины в В-трубочках встречаются не только у мутантов *C. reinhardtii*, но и в нормальных клетках хлорофитовых (Melkonian, 1984), а также трипаносоматид (Weinman et al., 1984), причем у последних септа есть во всех девяти В-трубочках, а у зеленых водорослей — только в трех (см. рисунок). Кроме того, от В-трубочек отходят небольшие шипики в сторону, противоположную А-трубочке (Moestrup, 1982; Melkonian, 1984). Еще одной тонкой особенностью в строении аксонемы хлорофитовых считается отсутствие наружной динеиновой ручки у одного из периферических дублетов (см. рисунок). Главной же чертой аксонемы зеленых водорослей, по мнению М. Melkonian (1984), следует считать по-



Обобщенная схема строения жгутика зеленых водорослей (по: Melkonian, 1984).

Поперечный срез: вид со стороны кинетосомы. 1—9 — дублеты микротрубочек: 1 — дублет, лишенный наружной динеиновой «ручки»; показаны нексинные мостики между соседними дублетами и спицы, идущие к центру жгутика. Септы в В-трубочке есть только у дублетов 1, 5 и 6. Шипики, отходящие от В-трубочек этих дублетов, не показаны. Мاستигонемы (М) или кили (К) расположены перпендикулярно плоскости эффективного удара жгутика (Е).

стоянное расположение указанных деталей по отношению к направлению бие-ния жгутика (на рисунке показано стрелкой).

Безусловно, перечисленные признаки строения аксонемы могут считаться очень важными отличительными чертами зеленых водорослей и трипаносомид. Однако сравнивать их по этим признакам с другими классами жгутиконосцев невозможно. Во-первых, подавляющее большинство авторов не обращают внимания на эти подробности; во-вторых, далеко не всегда можно установить по опубликованным снимкам, все ли, например, динеиноручки присутствуют у А-трубочек периферических дублетов, поэтому вполне возможно, что эти особенности аксонемы встречаются не только у хлорофитовых и трипаносомид (класс *Kinetoplastmonada*), но и у других классов жгутиконосцев.

Жгутиковые волоски, или мاستигонемы

Опушение на жгутиках в виде волосков (мастигонем) обнаружено почти во всех классах водорослей, зооспоровых грибов и бесцветных жгутиконосцев (табл. 2), за исключением паразитических.

Термин «мастигонема» довольно распространен в литературе, но Moestrup (1982) считает его неудачным, так как боковые выросты жгутика приходится рассматривать как подобные акронеме образования, только расположенные не на конце, а сбоку жгутика. Между тем по строению они принципиально отличаются от акронемы. Автор предлагает называть их волосками. Это замечание, безусловно, справедливо. Однако, учитывая широкое использование тер-

ТАБЛИЦА 2

Распределение покровных элементов на жгутиках

Класс	Волоски		Чешуйки	Плотные тела	Класс	Волоски		Чешуйки	Плотные тела
	на одном жгутике	на обоих жгутиках				на одном жгутике	на обоих жгутиках		
<i>Cryptophyceae</i>	—	тр	+	—	<i>Oomycetes</i>	тр	—	—	—
<i>Prasinophyceae</i>	—	тр	+	—	<i>Hyphochytridiomycetes</i>	тр	—	—	—
<i>Charophyceae</i>	—	тр	+	—					
<i>Chrysophyceae</i>	тр	—	+	—	<i>Glaucophyceae</i>	—	пр	—	—
<i>Xanthophyceae</i>	тр	—	—	—	<i>Chlorophyceae</i>	—	пр	—	—
<i>Eustigmatophyceae</i>	тр	—	—	—	<i>Euglenophyceae</i>	—	пр	—	—
<i>Phaeophyceae</i>	тр	—	—	—	<i>Dinophyceae</i>	—	пр	+	—
<i>Bacillariophyceae</i>	тр	—	—	—	<i>Kinetoplastmonada</i>	—	пр	—	—
<i>Chloromonadophyceae</i>	тр	—	—	—	<i>Haptophyceae</i>	пр	—	—	+
					<i>Choanomonada</i>	пр	—	—	—
<i>Bicosoëcomonada</i>	тр	—	—	—	<i>Pseudodendromonada</i>	—	—	+	—

Примечание. тр — трубчатые волоски, пр — простые волоски, знак «—» — отсутствуют, «+» — имеются, «+—» — имеются лишь у некоторых представителей класса.

мина «мастигонема», его, по-видимому, можно применять в качестве синонима термина «волосок», тем более что волосками называются и тонкие филаменты, покрывающие тело клетки некоторых жгутиконосцев (см. Карпов, 1986).

По строению, размерам и расположению на жгутиках они довольно сильно различаются. G. Bouck (1972) разделил их на 2 типа: трубчатые (обычно 2- или 3-членные) и нетрубчатые (простые) мастигономы. Moestrup (1982) предлагает более дробную классификацию волосков — 1) трубчатые: а) волоски криптофитовых, б) трехчленные волоски гетероконтных жгутиконосцев,³ в) волоски прازیнофитовых; 2) простые (нетрубчатые) волоски (последние присутствуют у многих жгутиконосцев).

Трубчатые мастигономы криптофитовых водорослей состоят из двух частей: толстой проксимальной и тонкой дистальной, или филамента. Их расположение на жгутиках уникально для трубчатых волосков: на длинном они расположены билатерально, на коротком — унилатерально (Gantt, 1980).

Волоски на жгутиках прازیнофитовых и харовых, так же как и у криптофитовых, 2-членные, хотя различаются в деталях строения. Их дистальная часть такая же толстая, как проксимальная, но имеет поперечную исчерченность (Moestrup, Ettl, 1979, см. также рисунок). Они покрывают все жгутики прازیнофитовых и оба жгутика харовых, расположены билатерально.

Трубчатые 3-членные волоски характерны для многих гетероконтных жгутиконосцев (табл. 2), а в других группах не встречаются. Их общая организация примерно одинакова. Они состоят из трубчатой базальной части, полого стержня и дистальной части, образованной терминальными филаментами или фибриллами. Последних у золотистых водорослей обычно 3, один из которых длиннее остальных (Moestrup, 1982). Часто от полого стержня отходят многочисленные короткие латеральные элементы (Bouck, 1971). У эустигматофитовых всего один дистальный филамент (Hibberd, Leedale, 1972).

Интересно расположение трубчатых волосков у бикозоекомонад. У видов, имеющих «домики» с узким устьем, на переднем жгутике один ряд трубчатых волосков (Mignot, 1974; Hibberd, 1978), если же домики с широким устьем, то волоски на жгутике расположены билатерально (Belcher, 1975). Moestrup (1982) связывает это с тем, что при втягивании в домик жгутик с двумя рядами волосков занимает больше места, и поэтому при узком устье один ряд волосков полностью редуцируется.

У других жгутиконосцев мастигономы нетрубчатого типа. Наиболее полно их строение изучено у эвгленовых (Bouck e. a., 1978; Melkonian e. a., 1982) и динофитовых (Dodge, Crawford, 1971; Clarke, Pennick, 1972). У эвгленовых волоски на обоих жгутиках одинаковые, прикрепляются с одной стороны, между аксонемой и параксиальным тяжем. Такое же расположение мастигоном на переднем жгутике отмечено и у многих бодонид (*Kinetoplastmonada*) (Brooker, 1971; Hitchen, 1974; Карпов, Жуков, 1983), которые сходны с эвгленовыми и по другим признакам. Опушение продольного и поперечного жгутиков динофитовых водорослей различно. На поперечном жгутике волоски унилатеральны, состоят из нескольких нитей разной длины, а у продольного жгутика билатеральны и гораздо короче (Moestrup, 1982). Различие в длине волосков отмечено у бодонид (Карпов, Жуков, 1983), хотя оба жгутика опушены только с одной стороны.

Ранее считалось, что жгутики хлорофитовых и гаптофитовых лишены мастигоном (Dodge, 1973; Taylor, 1976, 1978). Однако в ряде работ четко показано, что в дистальной части обоих жгутиков *Chlamydomonas reinhardtii* есть простые волоски, которые расположены неупорядоченно и присутствуют наряду с плотным слоем гликокаликса, покрывающего жгутики (Ringo, 1967; Bouck, 1972; Dodge, 1979, и др.). Среди гаптофитовых опушенный передний жгутик имеют представители своеобразного порядка *Pavlovales* (Green, Hibberd, 1977; Veer, Leewis, 1977; Gayral, Frensel, 1979). Задний жгутик обычно покрыт плотным

³ Гетероконтные жгутиконосцы (гетероконты) — здесь не таксономическая категория, обозначающая тех флагеллат, которые имеют неравные, функционально различные, разнонаправленные (передний и задний) жгутики. В отличие от них клетки с одинаковыми и однонаправленными жгутиками — изоконты, а с однонаправленными жгутиками разной длины — анизоконты.

глиякокаликсом, как у хлорофитовых, или лишен покровных элементов (Green, Manton, 1970).

Очень своеобразные билатеральные волоски обнаружены на единственном жгутике некоторых хоаномонад (Hibberd, 1975). Они образованы тонкими беспорядочно переплетенными фибриллами, которые непохожи на все известные типы мастигонем.

Таким образом, простые волоски также значительно различаются по структуре и расположению в разных классах жгутиконосцев. Нельзя спутать волоски хоаномонад и динофитовых водорослей. Сильно различаются между собой мастигонемы зеленых и эвгленовых водорослей. Волоски последних, вероятно, сходны с таковыми бодонид, но для окончательного заключения необходимы более детальные исследования жгутиков кинетопластмонад.

Оценивая распределение разных типов мастигонем на жгутиках флагеллат (см. табл. 2), можно отметить некоторые закономерности. Во-первых, как было показано ранее (Седова, 1977), равножгутиковые клетки водорослей обычно имеют опушение на обоих жгутиках, а у разножгутиковых (гетероконтов) опушение есть только на переднем жгутике. По-видимому, это правило применимо ко всем жгутиконосцам, включая зооспоры грибов (табл. 2), за исключением бодонид (*Kinetoplastmonada*) и динофитовых — гетероконтов, оба жгутика которых покрыты волосками. У сперматозоидов бурой водоросли *Cutleria adspersa* задний жгутик также несет мастигонемы (Sagam, 1975). Иногда у равножгутиковых галтомонад только один жгутик покрыт волосками.

Во-вторых, у всех гетероконтных подвижных клеток водорослей волоски 3-членные, трубчатого типа. Moestrup (1982) придает этой закономерности таксономический характер и предлагает объединить классы содержащих хлорофилл С водорослей с гетероконтным расположением жгутиков у подвижных клеток в один отдел *Heteroconthophyta*.⁴ Рассматривая это правило на более широком материале, следует указать, что оно распространяется также на грибы с гетероконтными зооспорами и бикозоекомонады (табл. 2). С другой стороны, жгутики гетероконтных кинетопластмонад и динофитовых водорослей снабжены простыми волосками.

В-третьих, гладкие жгутики характерны для паразитических жгутиконосцев независимо от их таксономического положения, например для трипаносомид (*Kinetoplastmonada*) и гипермастигомонад. Почти все свободноживущие формы несут волоски или чешуйки на жгутиках (табл. 2). Исключение составляют спонгомонады и фаланстериомонады.

По-видимому, покровные структуры усиливают гидродинамические свойства жгутиков. Об этом свидетельствуют следующие факты: 1) мастигонемы расположены чаще всего на локомоторных жгутиках; например, на переднем двигательном жгутике гетероконтов они билатеральные и достигают 2—3 мкм дл., а на заднем обычно отсутствуют или гораздо короче; 2) мастигонемы есть почти у всех водных организмов и полностью отсутствуют у всех паразитических простейших, живущих в более вязкой, чем вода, среде.

Вероятно, поверхностные структуры жгутика призваны увеличивать толщину ламинарного слоя, прилегающего к поверхности жгутика. Фактически они увеличивают диаметр жгутика, повышая эффективность его биения. У паразитических жгутиконосцев ламинарный слой вокруг жгутика увеличивается за счет большей вязкости среды (кровь, межклеточная жидкость, среда кишечника), поэтому покровные элементы становятся ненужными и редуцируются в процессе эволюции. Это можно показать на примере класса *Kinetoplastmonada*: у свободноживущих его представителей (бодониды) волоски есть на обоих жгутиках, а у паразитических (трипаносомиды) — волосков нет и полностью редуцируется один жгутик.

Увеличение эффективного диаметра достигается и за счет крыловидных цитоплазматических расширений поверхностной мембраны жгутика (килей). Кили идут вдоль неопущенных жгутиков некоторых зеленых водорослей (см. рисунок), ряда ретортамонад (Brugerolle, 1973, 1977), жгутиконосца не-

⁴ Moestrup (1982) определяет гетероконтных жгутиконосцев как имеющих один опушенный жгутик с трубчатыми 3-членными волосками и один гладкий жгутик.

ясного систематического положения *Colponema loxodes* (Mignot, Brugerolle, 1975) и некоторых других.

В свете этих закономерностей преждевременными выглядят попытки использовать наличие или отсутствие мастигонем в качестве макротаксономических признаков. Различия в строении волосков, вероятно, более перспективны для таксономических и филогенетических построений. Следует подчеркнуть, что простые мастигонемы не менее разнообразны по структуре, чем трубчатые. К сожалению, имеющийся материал довольно скуден, а в ряде случаев требуются переисследования, поэтому трудно сделать более конкретные выводы о значении строения волосков жгутиков в систематике и филогении флагеллат.

Жгутиковые чешуйки и другие покровные структуры

Чешуйки на жгутиках встречаются значительно реже, чем волоски (см. табл. 2). Они наиболее характерны для прازیнофитовых водорослей и при этом достаточно хорошо изучены. У большинства видов жгутиковые чешуйки сильно отличаются от соматических. Выделяют до трех типов чешуек, которые могут иногда в 3 слоя покрывать жгутики, причем каждый слой располагается над другим и состоит из одного типа чешуек. Например, к поверхностной мембране жгутика представителей рода *Pyramimonas* плотно прилегают мелкие кристалловидные чешуйки, над ними лежат более крупные плоские, а третий слой составляют крупные чешуйки с косо торчащим шипиком (Pennick, 1984). На жгутиках *Nephroselmis olivacea* обнаружено до 4 морфологически различных типов чешуек (Moestrup, Ettl, 1979).

R. Norris (1980) считает, что тип чешуек важен как признак на уровне семейств или порядков прازیнофитовых водорослей. Однако более всего он подходит для микросистематики. Melkonian (1984) указывает, что практически каждый род прازیнофитовых характеризуется своим набором чешуек. Более того, по их форме хорошо различаются виды родов *Nephroselmis* (Inoué, Pienaar, 1984) и *Pyramimonas* (Pennick, 1984).

Melkonian (1984) предлагает различать по этому признаку в пределах прازیнофитовых 3 группы родов. К первой он относит роды *Mamiella*, *Mantoniella* и *Dolichomastix*, которые имеют на жгутиках один слой паутинных чешуек, сходных с соматическими. Только в роде *Mamiella* встречаются отличные от соматических чешуйки со сросшимся шипиком.

У второй группы (род *Pyramimonas*) под паутинными чешуйками располагается слой мелких пятиугольных или квадратных чешуек. Они интересны с точки зрения филогенетических связей зеленых водорослей, так как встречаются на жгутиках репродуктивных клеток харофитовых (Moestrup, 1970, 1974; Rogers et al., 1980) и ульвовых (*Chlorophyceae*) водорослей (Melkonian, 1984).

К третьей группе отнесены роды *Pseudoscourfieldia*, *Nephroselmis* и *Tetrasetmis*, у которых вместо паутинных появляются палочковидные, или «двойные», чешуйки. Они образуют второй слой над мелкими кристалловидными. Для представителей этих трех родов характерно также одновременное образование волосков и чешуек в диктиосомах аппарата Гольджи. В периферических пузырьках диктиосом эти элементы связаны между собой. Когда мембрана пузырьков встраивается в плазмалемму жгутика, она уже несет готовый комплекс, который Moestrup и Thomsen (1974) назвали «волосок-чешуйка» (hairscale). Волоски-чешуйки одинаковы по форме и располагаются вдоль жгутика билатерально.

Широко распространены чешуйки и среди хризифитовых водорослей. Они менее разнообразны по форме, чем у прازیнофитовых, и обычно образуют один слой. У некоторых представителей этого класса встречаются по 2 или больше типов чешуек на жгутиках (см. Седова, 1977). У одних (род *Sphaleromantis*) они крупные, одинаковы по форме с соматическими и плотно покрывают жгутик, располагаясь по спирали (Manton, Harris, 1966; Pienaar, 1976). У других (роды *Mallomonas*, *Synura*) — очень мелкие, разных типов, расположены неупорядоченно (Zimmermann, 1977; Wujek, Kristiansen, 1978). Детальные исследования золотистых водорослей нескольких видов показали, что форма чешуек может быть использована в микросистематике. Например, некоторые их представи-

тели (*Chromophysomonas*, *Chrysosphaerella*, *Polylepidomonas*) имеют сходную внутреннюю организацию, а их различия основаны на строении чешуек (Preisig, Hibberd, 1983). Ряд видов из рода *Synura* также характеризуется вполне определенными типами чешуек (Hibberd, 1973). Среди бесцветных жгутиконосцев очень мелкие блюдцевидные чешуйки есть у псевдодендромонад (Hibberd, 1976b).

За пределами этих классов чешуйки на жгутиках встречаются редко (табл. 2). Слой тонких и плоских чешуек обнаружен у двух видов криптофитовых (Pennick, 1981). Найдены чешуйки и на обоих жгутиках динофитовой водоросли *Oxyrrhis* (Clarke, Pennick, 1972, 1976). На жгутиках некоторых гаптофитовых обнаружены не чешуйки, а электронно-плотные мелкие тельца, не имеющие определенной структуры (Veer, 1976; Green, 1980).

Из табл. 2 видно, что наличие чешуек на поверхности жгутиков не приурочено к какому-либо одному классу или группе близкородственных классов. К. Stewart и К. Mattox (1975, 1978) считают, что зеленые жгутиконосцы с чешуйками не образуют естественной группы организмов, так как чешуйки есть не только у примитивных прازیнофитовых, но и у эволюционно продвинутых ульвовых и харофитовых водорослей. В настоящее время эти исследователи полагают, что нет оснований для выделения зеленых флагеллат с чешуйками на теле и жгутиках в самостоятельный класс *Prasinophyceae* и предлагают новую систему зеленых водорослей.

F. Taylor (1976) и U. Santore (1977), основываясь на анализе других классов жгутиконосцев, также считают, что чешуйки могут развиваться независимо в разных таксонах.

Таким образом, наличие или отсутствие чешуек на жгутиках, так же как и волосков, не следует считать важным таксономическим признаком.

На жгутиках некоторых видов хлорофитовых и гаптофитовых обнаружен плотный слой гликокаликса (Ringo, 1967; Parke e. a., 1971). У гаптофитовых он покрывает оба жгутика и гаптонему (Parke e. a., 1971), а у трипаносомид (*Kinetoplastmonada*) — также и тело клетки (Vickerman, 1969; Gross, 1978). Показано, что у гамет водорослей этот слой служит для лучшего прилипания жгутиков друг к другу при половом процессе (Bergman e. a., 1975). У трипаносомид он состоит из гликопротеидов и является защитой против иммунной системы хозяина (Gross, 1978). По-видимому, такую же функцию несет оболочка, которая появляется на поверхности тела и жгутиков зооспор хитридиевого гриба *Callimastix cyclopis*, паразитирующего в циклопах (Vavra, Joyon, 1966).

Следовательно, уплотненный слой гликокаликса может возникать независимо в разных группах флагеллат и иметь, вероятно, разный химический состав, поэтому его наличие или отсутствие на поверхности жгутика нельзя относить к возможным таксономическим признакам.

Заключение

Сравнение различных классов жгутиконосцев по особенностям строения аксономы и распределению покровных элементов на жгутиках позволило выявить ряд закономерностей, которые не носят таксономического характера. Уменьшение числа микротрубочек в аксонеме связано с редукцией жгутика или изменением его функции. Наличие покровных структур улучшает гидродинамические свойства жгутиков при движении клетки. Обнаружение волосков и чешуек в неродственных классах свидетельствует об их независимом происхождении, поэтому их наличие не может служить индикатором таксономической и филогенетической близости.

Совсем по-другому обстоит дело с формой чешуек и структурой волосков. По признаку «форма чешуек» успешно различаются роды и виды зеленых и золотистых водорослей. О различиях представителей разных классов по этому признаку можно говорить только предположительно, так как, за исключением прازیнофитовых, жгутиконосцы еще слабо изучены. Это относится и к строению мастигонем. Обнаруженные различия в структуре трубчатых 3-членных волосков в разных классах флагеллат пока немногочисленны. Представители некоторых из них (*Chrysophyceae*, *Dinophyceae*, *Cryptophyceae*) обладают весьма

характерными мастигонемами. Но следует помнить, что детальные исследования их структуры проведены лишь на некоторых видах эвгленовых, динофитовых и прازیнофитовых водорослей, поэтому возникает проблема несопоставимости материала. Другая трудность при использовании строения волосков в качестве характеристики класса состоит в том, что не все его представители имеют опушенные жгутики. Следовательно, использование признаков «форма чешуек» и «строение мастигонем» необходимо пока ограничить рамками класса или другой естественной группы флагеллат.

Признаки жгутикового аппарата, разработанные на сравнительно хорошо изученных зеленых водорослях, оказываются «рабочими» в пределах этой группы и пока плохо применимы к другим классам из-за отсутствия сравнимого материала. Однако причина не только в этом. Анализ подвижных клеток различных классов протистов позволяет оценивать их с позиций общности предковых жгутиковых форм и рассматривать в системе признаков жгутикового аппарата. Предполагая, что все эукариоты со жгутиками на какой-либо стадии жизненного цикла родственны между собой, следует учитывать и другую сторону эволюции. К настоящему времени водоросли, бесцветные жгутиконосцы и зооспоровые грибы дивергировали настолько сильно, что их можно сравнивать преимущественно по признакам жгутикового аппарата, а если принять во внимание, что некоторые элементы этого аппарата могли развиваться независимо, то для классификации на уровне классов оставшихся признаков оказывается недостаточно.

Следовательно, необходимы комплексы скоррелированных признаков, в которые, безусловно, должны входить и особенности жгутикового аппарата. Это хорошо продемонстрировано на примере зеленых водорослей (Mattox, Stewart, 1984; O'Kelly, Floyd, 1984b). Подобные работы перспективны для каждой естественной группы организмов ранга класса или отдела (типа). Это будет, вероятно, первым этапом, который даст возможность описать крупные таксоны водорослей и бесцветных жгутиконосцев наборами цитологических и традиционных признаков. Проведение сравнительного анализа классов на этой основе будет гораздо продуктивнее при выяснении филогенетических и таксономических связей между ними.

ЛИТЕРАТУРА

- Карнов С. А. Ультраструктура и проблемы систематики жгутиконосцев. — В кн.: Экология морских и пресноводных простейших. Саласпилс: Ин-т биол. АН ЛатвССР, 1984, с. 44. — Карнов С. А. Строение покровов жгутиконосцев. — Цитология, 1986, т. 28, № 2, с. 139—150. — Карнов С. А., Жукос Б. Ф. Ультратонкое строение *Pleuromonas jaculans* Perty (*Kinetoplastida*, *Zoomastigophorea*). — В кн.: Простейшие активного ила. Л.: Наука, 1983, с. 153—156. — Седова Т. В. Основы цитологии водорослей. — Л.: Наука, 1977. 172 с. — Серавин Л. Н. Макросистема жгутиконосцев. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1980, т. 94, с. 4—22. — Серавин Л. Н. Вариации в строении аксономы жгутика и происхождение этой организации. — Цитология, 1985, т. 27, № 9, с. 971—985. — Barr D. J. S. The phylogenetic and taxonomic implications of flagellar rootlet morphology among zoosporic fungi. — BioSystems, 1981, vol. 14, p. 359—370. — Belcher J. H. The fine structure of the loricate colourless flagellate *Bicoeca planctonica* Kisselew. — Arch. Protistenk., 1975, Bd 117, S. 78—84. — Bergman K., Goodenough U. W., Goodenough D. A. e. a. Gametic differentiation in *Chlamydomonas reinhardtii*. II. Flagellar membranes and agglutination reaction. — J. Cell Biol., 1975, vol. 67, p. 606—622. — Bouck G. B. The structure, origin, isolation and composition of the tubular mastigonemes of the *Ochromonas* flagellum. — J. Cell Biol., 1971, vol. 50, p. 362—384. — Bouck G. B. Architecture and assembly of mastigonemes. — In: Advances in cell and molecular Biology. Vol. 2. N. Y.; London: Acad. Press, 1972, p. 237—271. — Bouck G. B., Rogalski A., Valaitis A. Surface organization and composition of *Euglena*. II. Flagellar mastigonemes. — J. Cell Biol., 1978, vol. 77, p. 805—826. — Brooker B. E. Fine structure of *Bodo saltans* and *B. caudatus* (*Zoomastigophora*, *Protozoa*) and their affinities with the *Trypanosomidae*. — Bul. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool., 1971, vol. 22, p. 89—102. — Brugerolle G. Étude ultrastructurale du trophozoite et du kyste chez le genre *Chilomastix* Alexeieff, 1910 (*Zoomastigophorea*, *Retortamonadida* Grassé, 1952). — J. Protozool., 1973, t. 20, fasc. 5, p. 574—585. — Brugerolle G. Ultrastructure du genre *Retortamonas* Grassi 1879 (*Zoomastigophorea*, *Retortamonadida* Wenrich 1931). — Protistologica, 1977, t. 13, fasc. 2, p. 233—240. — Carram B. Aspects ultrastructuraux de la spermatogénèse chez le *Cutleria adpersa* (Phéophycées, *Cutleriales*) de la côte méditerranéenne française. — C. R. Acad. Sci., 1975, t. 15, p. 1089—1092. — Chadeffaud M. Les prasinophycées. Remarques historiques, critiques et phylogénétiques. — Bul. Soc. Phycol. France, 1977, t. 22, p. 1—18. — Christensen T. Alger. — In: Botanik, Bd 2. Systematisk Botanik, N 2. Copenhagen: Munksgaard, 1962. 178 p. — Clarke K. J.

Pennick N. C. Flagellar scales in *Oxyrrhis marina* Dujardin. — Br. Phycol. J., 1972, vol. 7, p. 357—360. — Clarke K. J., Pennick N. C. The occurrence of body scales in *Oxyrrhis marina* Dujardin. — Br. Phycol. J., 1976, vol. 11, p. 345—348. — Dodge J. D. The fine structure of algal cells. — London; N. Y.: Acad. Press, 1973, 261 p. — Dodge J. D. Fine structure and phylogeny in the algae. — Sci. Progr., 1974, vol. 61, N 242, p. 257—274. — Dodge J. D. The phytoflagellates: fine structure and phylogeny. — In: Biochemistry and physiology of protozoa. Vol. 1. N. Y.; London: Acad. Press, 1979, p. 7—57. — Dodge J. D., Crawford R. M. Fine structure of the dinoflagellate *Oxyrrhis marina*. II. The flagellar system. — Protistologica, 1971, t. 7, fasc. 4, p. 399—409. — Gantt E. Photosynthetic cryptophytes. — In: Developments in marine biology. Vol. 2. Phytoflagellates. N. Y.: Elsevier, North Holland, 1980, p. 381—406. — Gayral P., Frensel J. *Exanthemachrysis gayraliae* Lepailler (Prymnesiophyceae, Pavloales): ultrastructure et discussion taxonomique. — Protistologica, 1979, t. 15, p. 271—282. — Goodenough U. W., Clair S. S. Bald-2: a mutation affecting the formation of doublet and triplet sets of microtubules in *Chlamydomonas reinhardtii*. — J. Cell Biol., 1975, vol. 66, p. 480—491. — Green J. C. Notes on the flagellar apparatus and taxonomy of *Pavlova mesolychnon* van der Veer, and on the status of *Pavlova* Butcher and related genera within the Haptophyceae. — J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1976, vol. 56, N 3, p. 595—602. — Green J. C. The fine structure of *Pavlova hingius* Green and a preliminary survey of the order Pavloales (Prymnesiophyceae). — Br. Phycol. J., 1980, vol. 15, p. 151—191. — Green J. C., Hibberd D. J. The ultrastructure and taxonomy of *Diacronema vlikianum* (Prymnesiophyceae) with special reference to the haptonema and flagellar apparatus. — J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1977, vol. 57, p. 1125—1136. — Green J. C., Manton I. Studies in the fine structure and taxonomy of flagellates in the genus *Pavlova*. I. A revision of *Pavlova gyrams*, the type species. — J. mar. biol. Assoc. U. K., 1970, vol. 50, p. 1113—1130. — Gross G. A. M. Antigenic variation in trypanosomes. — Proc. R. Soc. London, B, Biol., 1978, vol. 202, p. 55—72. — Gruber H. E., Rosario B. Ultrastructural variations in the flagellar apparatus of *Chlamydomonas reinhardtii* (ac-31). — J. Submicrosc. Cytol., 1977, vol. 9, p. 103—113. — Hibberd D. J. Observations on the ultrastructure of flagellar scales in the genus *Synura* (Chrysophyceae). — Arch. Mikrobiol., 1973, vol. 89, p. 291—304. — Hibberd D. J. Observations on the ultrastructure of the choanoflagellate *Codosiga botrytis* (Ehr.) Saville-Kent with special reference to the flagellar apparatus. — J. Cell. Sci., 1975, vol. 17, p. 191—219. — Hibberd D. J. The ultrastructure and taxonomy of the Chrysophyceae and Prymnesiophyceae (Haptophyceae): a survey with some new observations on the ultrastructure of the Chrysophyceae. — Bot. J. Linn. Soc., 1976a, vol. 72, p. 55—80. — Hibberd D. J. Observations on the ultrastructure of three new species of *Cyathobodo* Petersen et Hansen (*C. salpinx*, *C. intricatus* and *C. simplex*) and on the external morphology of *Pseudodendromonas vlikii* Bourrelly. — Protistologica, 1976b, t. 12, fasc. 2, p. 249—261. — Hibberd D. J. *Bicosoeca accreta* sp. nov., a flagellate accumulating extraneous silica fragments. — Br. Phycol. J., 1978, vol. 13, p. 161—166. — Hibberd D. J. The structure and phylogenetic significance of the flagellar transition region in the chlorophyll c-containing algae. — BioSystems, 1979, vol. 11, p. 243—261. — Hibberd D. J. Xanthophytes. — In: Developments in marine biology. Vol. 2. Phytoflagellates. N. Y.: Elsevier, North Holland, 1980a, p. 243—271. — Hibberd D. J. Prymnesiophytes (=Haptophytes). — In: Developments in Marine Biology. Vol. 2. Phytoflagellates. N. Y.: Elsevier, North Holland, 1980b, p. 273—317. — Hibberd D. J. Eustigmatophytes. — In: Developments in marine biology. Vol. 2. Phytoflagellates. N. Y.: Elsevier, North Holland, 1980c, p. 319—334. — Hibberd D. J. Ultrastructure of the colourless zooflagellates *Phalansterium digitatum* Stein (*Phalansteriida* ord. nov.) and *Spongomonas uvella* Stein (*Spongomonadida* ord. nov.). — Protistologica, 1983, t. 19, fasc. 4, p. 523—535. — Hibberd D. J. Observations on the ultrastructure of the species of *Pseudodendromonas* Bourrelly (*P. operculifera* and *P. insignis*) and *Cyathobodo* Petersen et Hansen (*C. peltatus* and *C. gemmatus*), *Pseudodendromonadida* ord. nov. — Arch. Protistenk., 1985, Bd129, N 1—4, S. 3—11. — Hibberd D. J., Leedale G. F. A new algal class — the Eustigmatophyceae. — Taxon, 1974, vol. 20, N 4, p. 523—525. — Hibberd D. J., Leedale G. F. Observations on the cytology and ultrastructure of the new algal class Eustigmatophyceae. — Ann. Bot., 1972, vol. 36, p. 49—71. — Hibberd D. J., Norris R. E. Cytology and ultrastructure of *Chlorarachnion reptans* (*Chlorarachniophyta* divisio nova, *Chlorarachniophyceae* classis nova). — J. Phycol., 1984, vol. 20, N 2, p. 310—330. — Hitchen E. T. The fine structure of the colonial kinetoplastid flagellate *Cephalothamnium cyclopus*. — J. Protozool., 1974, vol. 21, p. 221—231. — Inoué I., Pienaar R. N. Light and electron microscope observations on *Nephroselmis astigmatica* sp. nov. (Prasinophyceae). — Nord. J. Bot., 1984, vol. 4, N 3, p. 409—423. — Kies L. Morphology and systematic position of some endocyanomes. — In: Endocytobiology. Berlin; N. Y.: Walter de Gruyter, 1980, p. 7—20. — Leedale G. F. Special cytology: morphology and morphogenesis of eucaryotic algal cells. — Progr. Bot., 1980, vol. 42, p. 25—36. — Lynn D. H., Small E. B. Protist kinetids: structural conservatism, kinetid structure, and ancestral states. — BioSystems, 1981, vol. 14, N 3—4, p. 377—385. — Manton I. Some phyletic implications of flagellar structure in plants. — Adv. Bot. Res., 1965, vol. 2, N 1, p. 1—34. — Manton I., Harris K. Observations on the microanatomy of the brown flagellate *Sphaleromantis tetragona* Skuja with special reference to the flagellar apparatus and scales. — J. Linn. Soc. (Bot.), 1966, vol. 59, p. 397—403. — Manton I., Stosch H. A. Observations on the fine structure of the male gamete of the marine centric diatom *Lithodesmium undulatum*. — J. R. Microsc. Soc., 1966, vol. 85, p. 119—134. — Mattox K. R., Stewart K. D. Classification of the green algae: a concept based on comparative cytology. — In: Systematics of the green algae. London; Orlando: Acad. Press, 1984, p. 29—72. — Melkonian M. Structure and significance of cruciate flagellar root systems in green algae: comparative investigations in species of *Chlorosarcinopsis* (*Chlorosarcinales*). — Plant Syst. Evol., 1978, vol. 130, p. 265—292. — Melkonian M. Ultrastructural aspects of basal body associated fibrous structures in green algae:

a critical review. — *BioSystems*, 1980, vol. 12, N 1—2, p. 85—104. — *Melkonian M.* Structural and evolutionary aspects of the flagellar apparatus in green algae and land plants. — *Taxon*, 1982, vol. 31, N 2, p. 255—265. — *Melkonian M.* Flagellar apparatus ultrastructure in relation to green algal classification. — In: *Systematics of the green algae*. London; Orlando: Acad. Press, 1984, p. 73—120. — *Melkonian M., Robenek H., Rassat J.* Flagellar membrane specializations and their relationship to mastigonemes and microtubules in *Euglena gracilis*. — *J. Cell Sci.*, 1982, vol. 55, p. 115—135. — *Mignot J.-P.* Étude ultrastructurale des *Bicoeca*, protistes flagellés. — *Protistologica*, 1974, t. 10, fasc. 4, p. 543—565. — *Mignot J. P., Brugerolle G.* Étude ultrastructurale du flagelle phagotrophe *Colponema loxodes* Stein. — *Protistologica*, 1975, t. 11, fasc. 4, p. 429—444. — *Moestrup Ø.* The fine structure of mature spermatozooids of *Chara corallina* with special reference to microtubules and scales. — *Planta*, 1970, vol. 93, p. 295—308. — *Moestrup Ø.* Observations on the fine structure of spermatozooids and vegetative cells of the green alga *Golenkinia*. — *Br. Phycol. J.*, 1972, vol. 7, p. 169—183. — *Moestrup Ø.* Ultrastructure of the scale-covered zoospores of the green alga *Chaetosphaeridium*, a possible ancestor of the higher plants and bryophytes. — *Biol. J. Linn. Soc.*, 1974, vol. 6, p. 111—125. — *Moestrup Ø.* On the phylogenetic validity of the flagellar apparatus in green algae and other chlorophyll a and b containing plants. — *BioSystems*, 1978, vol. 10, p. 117—144. — *Moestrup Ø.* Flagellar structure in algae: a review, with new observations particularly on the *Chrysophyceae*, *Phaeophyceae* (*Fucophyceae*), *Euglenophyceae* and *Reckertia*. — *Phycologia*, 1982, vol. 21, p. 427—528. — *Moestrup Ø., Ettl H.* A light and electron microscopical study of the flagellate *Nephroselmis olivacea* (*Prasinophyceae*). — *Opera Bot.*, 1979, vol. 49, p. 1—39. — *Moestrup Ø., Thomsen H. A.* An ultrastructural study of the flagellate *Pyramimonas orientalis* with particular emphasis on Golgi apparatus activity and the flagellar apparatus. — *Protoplasma*, 1974, vol. 81, p. 247—269. — *Norris R. E.* *Prasinophytes*. — In: *Developments in marine biology*. Vol. 2. *Phytoflagellates*. N. Y.: Elsevier, North Holland, 1980, p. 85—145. — *O'Kelly C. J., Floyd G. L.* Flagellar apparatus absolute orientations and the phylogeny of the green algae. — *BioSystems*, 1984a, vol. 16, p. 227—251. — *O'Kelly C. J., Floyd G. L.* Correlations among patterns of sporangial structure and development life histories, and ultrastructural features in the *Ulvophyceae*. — In: *Systematics of green algae*. London; Orlando: Acad. Press, 1984b, p. 121—156. — *Parke M., Green J. C., Manton I.* Observations on the fine structure of zooids of the genus *Phaeocystis* (*Haptophyceae*). — *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1971, vol. 51, p. 927—941. — *Pennick N. C.* Flagellar scales in *Hemiselmis brunnescens* Butcher and *H. virescens* Droop (*Cryptophyceae*). — *Arch. Protistenk.*, 1981, Bd 124, S. 267—270. — *Pennick N. C.* Comparative ultrastructure and occurrence of scales in *Pyramimonas* (*Chlorophyta*, *Prasinophyceae*). — *Arch. Protistenk.*, 1984, Bd 128, S. 3—11. — *Pienaar R. N.* The microanatomy of *Sphaleromantis marina* sp. nov. (*Chrysophyceae*). — *Br. Phycol. J.*, 1976, vol. 11, p. 83—92. — *Preisig H. R., Hibberd D. J.* Ultrastructure and taxonomy of *Paraphysomonas* (*Chrysophyceae*) and related genera. 3. — *Nord. J. Bot.*, 1983, vol. 3, N 6, p. 695—723. — *Ringo D. L.* Flagellar motion and fine structure of the flagellar apparatus in *Chlamydomonas*. — *J. Cell Biol.*, 1967, vol. 33, p. 543—571. — *Rogers C. E., Mattox K. R., Stewart K. D.* The zoospore of *Chlorokybus atmophyticus*, a charophyte with sarcinoid growth habit. — *Amer. J. Bot.*, 1980, vol. 67, N 5, p. 774—783. — *Santore U. I.* Scanning electron microscopy and comparative micromorphology of the periplast of *Hemiselmis rufescens*, *Chroomonas* sp., *Chroomonas salina* and members of the genus *Cryptomonas* (*Cryptophyceae*). — *Br. Phycol. J.*, 1977, vol. 12, p. 255—270. — *Schuster F. L., Hershenov B.* *Khawkiea quartana*, a colourless euglenoid flagellate. I. Ultrastructure. — *J. Protozool.*, 1974, vol. 21, N 1, p. 33—39. — *Stewart K. D., Mattox K. R.* Comparative cytology, evolution and classification of the green algae with some considerations of the origin of other organisms with chlorophyll a and b. — *Bot. Rev.*, 1975, vol. 41, N 1, p. 104—135. — *Stewart K. D., Mattox K. R.* Structural evolution in the flagellated cells of green algae and land plants. — *BioSystems*, 1978, vol. 10, p. 145—152. — *Stewart K. D., Mattox K. R.* Phylogeny of phytoflagellates. — In: *Developments in Marine Biology*. Vol. 2. *Phytoflagellates*. N. Y.: Elsevier, North Holland, 1980, p. 433—462. — *Taylor F. J. R.* Flagellate phylogeny: a study in conflicts. — *J. Protozool.*, 1976, vol. 23, N 1, p. 13—40. — *Taylor F. J. R.* Problems in the development of an explicit hypothetical phylogeny of the lower eukaryotes. — *BioSystems*, 1978, vol. 10, N 1—2, p. 67—89. — *Vavra J., Joyon L.* Étude sur la morphologie la cycle évolutif et la position systematique de *Callimastix cyclopis* Weissenberg 1912. — *Protistologica*, 1966, t. 2, p. 5—16. — *Veer J.* *Pavlova calceolata* (*Haptophyceae*), a new species from the Tamar Estuary, Cornwall, England. — *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1976, vol. 56, N 1, p. 21—30. — *Veer J., Leewis R. J.* *Pavlova ennorea* sp. nov., a haptophcean alga with a dominant palmelloid phase, from England. — *Acta Bot. Neerl.*, 1977, vol. 26, N 2, p. 159—176. — *Vickerman K.* On the surface coat and flagellar adhesion in trypanosomes. — *J. Cell. Sci.*, 1969, vol. 5, p. 163—169. — *Weinman D., White E. A., Antipa G. A.* *Trypanosoma lucknowi*, a new species of *Trypanosoma* from *Macaca mulatta* with observations on its fine structure. — *J. Protozool.*, 1984, vol. 31, N 3, p. 429—433. — *Wujek D. E., Kristiansen J.* Observations on bristle- and scale-production in *Mallomonas caudata* (*Chrysophyceae*). — *Arch. Protistenk.*, 1978, Bd 120, S. 213—221. — *Zimmermann B.* Flagellar and body scales in the chrysophyte *Mallomonas multiunca* Asmund. — *Br. Phycol. J.*, 1977, vol. 12, p. 287—290.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 31 VII 1985.

S U M M A R Y

The axoneme and external flagellum elements were examined. The features of their structure are important for the systematics of algae and colourless flagellates. It is shown that the deviations from the usual pattern of axoneme structure are connected mainly with the flagellum reduction or with the change in its functional role and do not have taxonomic significance. At the same time characteristic features of axoneme structure of trypanosomes and green algae are marked, which can be used as taxonomic characters. The existence or absence of hairs (mastigonemes), scales and amorphous coat on the flagellar surface can not be regarded as important systematic character because they are determined by the environmental conditions and mode of living of this protozoa. The hair structure and the form of the scales are essential for systematics of flagellates. The form of scales is of intrinsic importance in the identification of species and the genera in prasinophytic and chrysophytic algae. It is supposed that the fundamental investigations of covering elements and flagellum axonemes in the weakly explored taxa will be of great use in the flagellate systematics.

УДК 581.48 : 582.952.6 (47+57)

Э. С. Терёхин, Т. И. Кравцова

О ЗНАЧЕНИИ ОСОБЕННОСТЕЙ СТРОЕНИЯ СЕМЕНИ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ ЗАРАЗИХОВЫХ (*OROBANCHACEAE*) ФЛОРЫ СССР

E. S. TERYOKHIN, T. I. KRAVTSOVA. ON THE IMPORTANCE OF THE SEED
STRUCTURAL FEATURES FOR THE SYSTEMATICS OF *OROBANCHACEAE* OF THE FLORA OF THE
USSR

Исследовано строение семени и семенной кожуры у представителей всех родов и большинства видов заразиховых флоры СССР. Сравнительный анализ признаков семени и семенной кожуры показал их значительную вариабельность и трансгрессию у близких, главным образом, полиморфных видов. Однако определенные комплексы признаков семени, особенно семенной кожуры, могут быть использованы для диагностики всех родов, некоторых видов и рядов в родах *Orobancha* и *Phelipanche* и всех видов и надвидовых таксонов в родах *Cistanche* и *Diphelypaea*. Полученные данные подтверждают естественность большинства изученных таксонов. Результаты исследования вместе с тем позволяют уточнить надвидовую систематику рода *Phelipanche*, вызывают сомнение в систематическом сложении *Orobancha gamosepala*. Характер вариабельности изученных признаков, не связанной ни с географическим распространением вида, ни с внутривидовыми таксонами, свидетельствует, по-видимому, об отсутствии строгой генетической изоляции между близкими видами в родах *Orobancha* и *Phelipanche*.

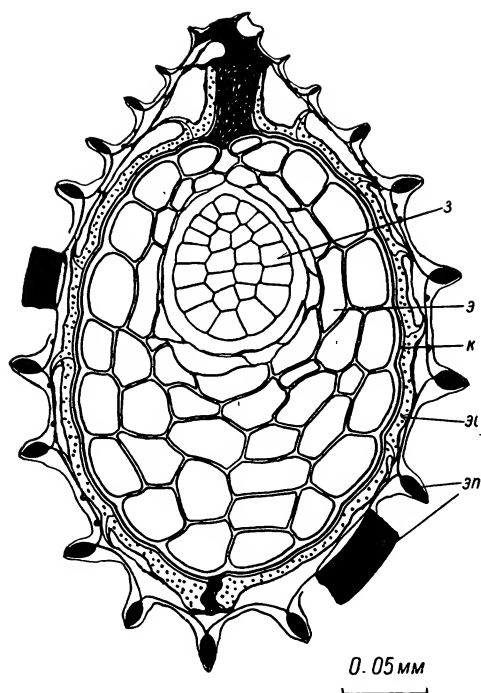
К настоящему времени систематика заразиховых на уровне родов, секций и особенно видов разработана недостаточно (Новопокровский, Цвелев, 1958; Цвелев, 1981; Терёхин, Иванова, 1965; Терёхин, Никитичева, 1981; Chatterjee, a., 1972, и др.). В связи с этим большое значение приобретает поиск новых признаков, которые могли бы способствовать ее уточнению. Особенности строения семян заразиховых до настоящего времени почти не применялись для этих целей.

Крайне неполные сведения о форме и размерах семян заразиховых, характере их поверхности, скульптуре внутренней тангентальной стенки клеток эпидермы семенной кожуры можно найти в некоторых работах систематиков (Beck-Mannagetta, 1890, 1930; Бутков, 1961), но использовались они лишь в качестве дополнительных признаков при описании морфологических особенностей родов и видов. С другой стороны, на примере отдельных таксонов заразиховых было показано, что строение семенной кожуры имеет значение для уточнения систематики семейства на уровне родов и видов, а также может быть использовано для их диагностики (Новопокровский, 1928; Smith, 1933; Krenner, 1958; Granel de Solignac, 1970; Attawi, 1977; Антонова, 1978; Терёхин, Никитичева, 1981; Терёхин, Кравцова, 1983). Большинство упомянутых авторов для этих целей учитывали лишь один признак — характер вторичных утолщений внутренней тангентальной стенки клеток эпидермы семенной кожуры.

В настоящей работе путем сравнительного морфолого-анатомического исследования семян заразиховых флоры СССР мы сделали попытку выяснить значение отдельно взятых признаков семени и их комплексов для диагностики и уточнения границ и систематического положения родов заразиховых *Boschniakia* C. A. Mey., *Cistanche* Hoffm. et Link., *Diphelypaea* Nicolson, *Mannagettaea* H. Smith, *Orobancha* L., *Phacellanthus* Sieb. et Zucc., *Phelipanche* Pomel, их секций, рядов и видов. Исследованы семена 82 видов заразиховых (Черепанов, 1981). Для подавляющего большинства видов сведения о строении семени при-

Рис. 1. Строение семени *Orobanche gamosepala* на продольном медианном срезе.

з — зародыш, к — кутикула, э — эндосперм, эп — эпидерма семенной кожуры, эс — эндотелиальный слой семенной кожуры.



0.05 mm

ведены впервые. Изучали до 10 образцов семян каждого вида (по 10—15 семян в образце), взятых из разных географических точек ареала. У ряда видов родов *Orobanche* и *Phelipanche* выясняли внутривидовую изменчивость строения семени. С этой целью мы провели широкое сравнительно-географическое исследование (до 52 образцов одного вида) семян как у высокополиморфных видов, обладающих широким ареалом, например *Orobanche alba* Steph., *O. elatior* Sutt., *O. cernua* Loebl., так и у менее вариабельных видов, таких как *O. hansii* Kerner и *Phelipanche pallens* (Bunge) Soják. Были проанализированы также образцы семян разных подвидов, разновидностей и форм этих видов.

Мы учитывали следующие признаки семени: размеры, форма, цвет, блеск,

характер поверхности (особенности формы и размеров клеток эпидермы, их число вдоль семени), толщина эндотелиального слоя семенной кожуры, строение эндосперма и зародыша и соотношение их длины в зрелом семени. Особое внимание мы уделяли строению клеточных стенок эпидермы семенной кожуры, описывали высоту, скульптуру, толщину и ширину краевой зоны радиальной стенки этих клеток и скульптуру их внутренней тангентальной стенки. Во внимание принимали как средние, так и минимальные и максимальные значения количественных признаков. Изучение признаков семенной кожуры проводили на клетках эпидермы из латеральной зоны семени в его центральной части.

Были использованы методы как световой, так и сканирующей электронной микроскопии. При этом применяли методику микротомных парафиновых срезов и усовершенствованную нами методику приготовления препаратов эпидермы семенной кожуры L. Granel de Solignac (1970).

Семена исследованных родов заразиховых, как показано ранее (Терёхин, Никитичева, 1981), имеют общий план строения (рис. 1). Основные структуры семени — зародыш, эндосперм и семенная кожа — сильно редуцированы. Семенная кожа двуслойная, состоит из эпидермы (производное наружной эпидермы единственного интегумента) с утолщенными и лигнифицированными радиальными и внутренними тангентальными стенками и эндотелиального слоя. Последний образован утолщенными и кутинизированными наружными тангентальными (и частично радиальными) стенками клеток внутренней эпидермы интегумента (эндотелия) и ограничен от эндосперма слоем кутикулы.

Среди исследованных признаков наиболее существенными, на наш взгляд, надо считать характер поверхности семени и особенности вторичных утолщений (скульптуры) радиальных и внутренних тангентальных стенок клеток эпидермы семенной кожуры.

Наружная тангентальная стенка клеток эпидермы семенной кожуры заразиховых не имеет вторичных утолщений, она обычно либо быстро разрушается в процессе диссеминации, либо тесно прилегает к внутренней тангентальной стенке. Поверхность семени поэтому оказывается ячеистой, каждая ячейка соответствует клетке эпидермы семенной кожуры.

Характер поверхности семени определяется комплексом признаков: формой и размерами клеток-ячей эпидермы, их числом вдоль семени, высотой и толщиной радиальных стенок. В основу выделения трех типов поверхности семени

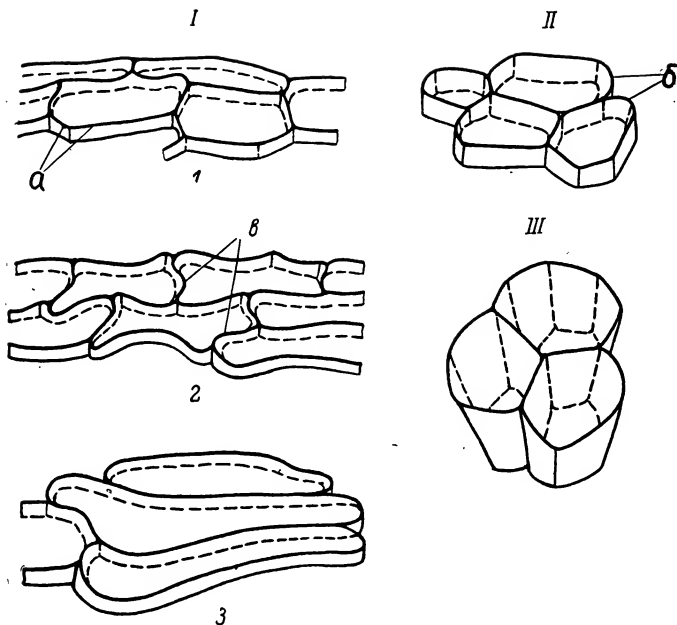


Рис. 2. Поверхность семени.

I — мелкоячеистая, варианты: 1 — правильно мелкоячеистая (*Orobanche coerulescens*), 2 — извилисто-узкоячеистая (*O. cernua*), 3 — удлиненно-ячеистая (*O. crenata*); II — ячеистая (*O. pycnostachya*); III — глубокоячеистая (тип *Cistanche*); а — прямые радиальные стенки клеток эпидермы, б — дуговидные, в — извилистые.

заразиховых — мелкоячеистой, ячеистой и глубокоячеистой — мы положили признак высоты радиальных стенок клеток эпидермы (рис. 2). У эпидермальных клеток, составляющих поверхность первого типа, высота стенки в 3—7 раз меньше, чем у третьего типа, и равна 0.02—0.03 мм. Для ячеистой и глубокоячеистой поверхности характерны только округло-многоугольные клетки эпидермы. Разнообразие формы эпидермальных клеток при мелкоячеистой поверхности определяет три варианта этого типа. Типы и варианты поверхности семени характеризуют, как правило, роды или ряды близких видов в многовидовых родах, а в некоторых случаях — и отдельные виды. Мы обнаружили, что размеры клеток эпидермы, их число, толщина радиальных стенок, а иногда и форма эпидермальных клеток в той или иной степени изменчивы в пределах вида. При этом у видов в многовидовых родах имеет место интрогрессия этих признаков, что затрудняет использование их для видовой диагностики.

Строение радиальной стенки (РС) клеток эпидермы семенной кожуры в свою очередь характеризуется комплексом признаков — ее высотой, толщиной, скульптурой, шириной и формой краевой зоны. На основании этого комплекса признаков у заразиховых можно выделить 13 типов и несколько вариантов строения радиальной стенки (некоторые из них представлены на рис. 3). Каждому изученному роду свойственны свои особенности строения РС. В пределах многовидовых родов (*Cistanche*, *Orobanche* и *Phelipanche*) можно различить несколько типов и вариантов РС клеток эпидермы. Использование комплекса признаков РС для диагностики видов в этих родах затруднено, так как каждый из отдельных признаков значительно варьирует не только в пределах вида, но даже одного растения. Для одного и того же вида часто характерны 2—4 типа РС и несколько его вариантов. Однако в отдельных случаях особенности строения РС клеток эпидермы позволяют диагностировать виды и некоторые группы близких видов в этих родах, например *Phelipanche arenaria* (Borkh.) Pomel и *P. iberica* (G. Beck) Soják и др.

В результате изучения строения внутренней тангентальной стенки (ВТС) клеток эпидермы семенной кожуры мы выделили 10 типов и несколько вариантов ее скульптуры (рис. 4). Эти типы различаются величиной и формой пор, соотношением площади утолщенных и неутолщенных участков. Два типа —

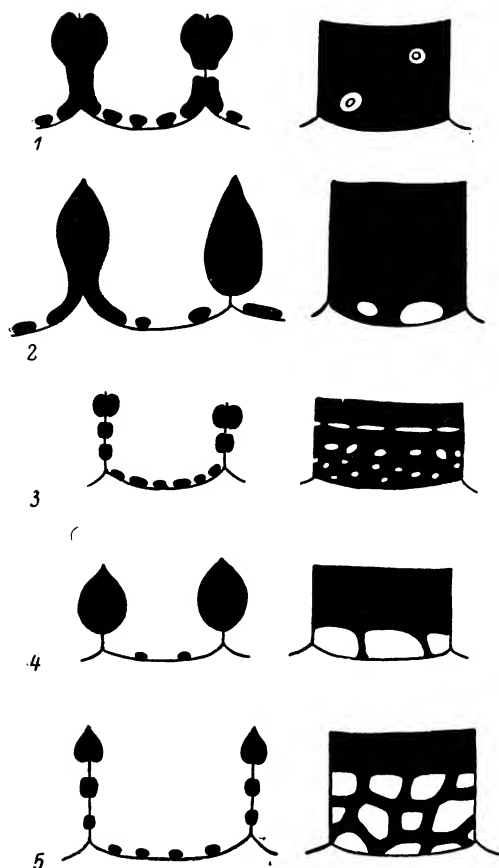


Рис. 3. Характерные типы структуры радиальной стенки (РС) клеток эпидермы семенной кожуры.

1 — *Phacellanthus tubiflorus*, 2 — *Mannagettaea hummelii*; 3 — *Orobanche coerulescens*, 4 — *Phelipanche purpurea*, 5 — *Ph. aegyptiaca*; слева — поперечный срез стенки, справа — вид в проекции.

стижки в родах *Orobanche* и *Phelipanche* этот признак имеет меньшее значение, так как наблюдаются его значительное варьирование и интрогрессия у многих видов.

Исследование внутривидовой изменчивости скульптуры ВТС клеток эпидермы семенной кожуры у ряда видов родов *Orobanche* и *Phelipanche* показало, что у полиморфных видов она значительно варьирует. У мономорфных видов этот признак более устойчив, у них можно выделить основной, доминирующий тип скульптуры. Характер варьирования скульптуры ВТС клеток эпидермы у изученных полиморфных видов сходен и затрагивает все ее признаки: форму пор, величину и частоту расположения пор, число «сближенных» и «сдвоенных» пор, поэтому полиморфные виды часто обнаруживают сходные комплексы признаков строения ВТС.

Исследование внутривидовой изменчивости поверхности семени и скульптуры клеточных стенок клеток эпидермы семенной кожуры показало, что данные признаки не связаны ни с географической областью произрастания, ни с принадлежностью к внутривидовым таксонам ниже подвида. У подвидов *O. cernua* и *O. alsatica* Kirschl. не наблюдалось полного совпадения этих признаков.

Другие признаки семени — размеры, форма, цвет и блеск, толщина эндотелиального слоя семенной кожуры, строение зародыша и эндосперма — обнаружили широкое внутривидовое варьирование и интрогрессию у многих видов, надвидовых таксонов и родов.

Однако такие морфологические признаки, как размеры, форма и цвет семени, являются различительными для некоторых изученных родов и, таким образом, могут иметь значение для систематики заразиховых на родовом уровне. Так, например, род *Boschniakia* выделяется узкоовальной и продолговатой формой семян среди представителей всех других родов, имеющих обратно-яйцевидные семена. Род *Cistanche* отличается более крупными семенами, род *Phacellanthus* — более светлой, серовато-желтой их окраской.

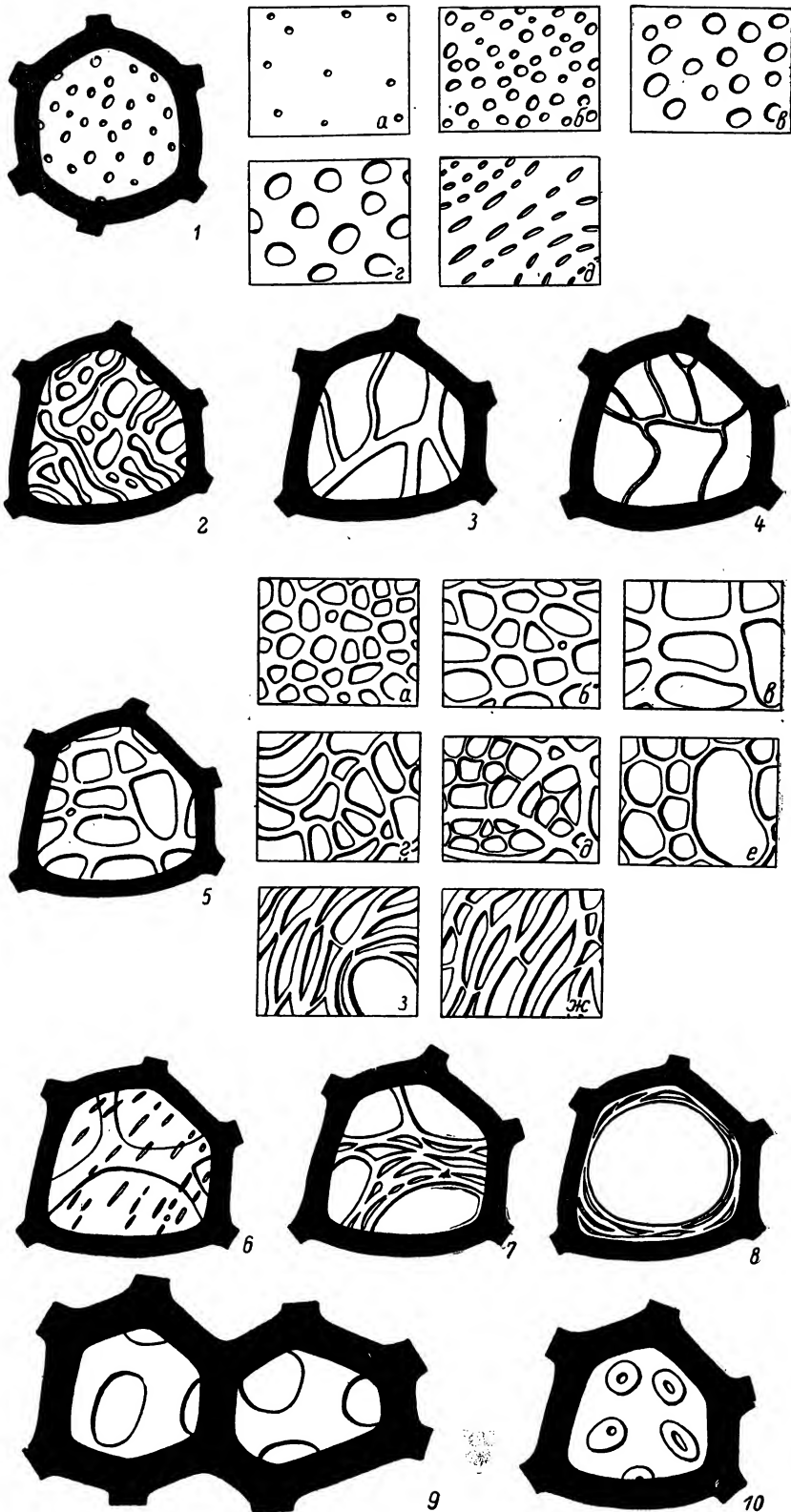


Рис. 4. Скульптура внутренней тангентальной стенки (BTC) клеток эпидермы семенной кожуры.

Тип 1 — ямчатая, варианты: а — точечно-ямчатая, б — мелкоямчатая, в — ямчатая, г — крупноямчатая, д — струйчато-ямчатая; тип 2 — лабиринтовидная; тип 3 — лентовидная; тип 4 — нитевидная; тип 5 — сетчатая, варианты: а — мелкосетчатая, б — сетчатая, в — крупносетчатая, г — извилисто-сетчатая, д — дважды-сетчатая, е — неравно-сетчатая, ж — струйчато-сетчатая, з — струйчато-сетчатая с крупными краевыми порами; тип 6 — лентовидно-струйчато-ямчатая; тип 7 — лентовидно-струйчатая; тип 8 — лентовидно-кольцевидная; тип 9 — лентовидно-крупноямчатая; тип 10 — ямчатая с окаймлением.

Род	Длина семени, мм	Поверхность	Радиальные стенки клеток эпидермы	Скульптура внутренней тангентальной стенки клеток эпидермы
<i>Boschniakia</i> *	0.42—0.54	Правильно мелкоячеистая	Низкие, с округло-копьевидным краем и мелкосетчатой скульптурой	Мелкосетчатая
<i>Cistanche</i>	0.65—1.48	Глубокоячеистая	Высокие, с разнообразной скульптурой: лестничной, мелкосетчатой, ямчатой и др.	Ямчатая, сетчатая, лентовидная, струйчато-сетчатая, лентовидно-струйчато-ямчатая, лентовидно-струйчатая, лентовидно-кольцевидная
<i>Diphelypaea</i>	0.36—0.54	Ячеистая	Низкие, с округлым краем и неравномерно редкоямчатой или струйчато-ямчато-сетчатой скульптурой	Ямчатая или лабиринтовидная и сетчатая
<i>Mannagettaea</i>	0.41—0.56	То же	Средней высоты, линзовидно- или копьевидно-утолщенные, с порами	Лентовидно-крупноямчатая
<i>Orobanche</i>	0.20—0.72	Ячеистая, правильно мелкоячеистая, извилисто-узкоячеистая, удлиненоячеистая	Низкие или средней высоты с округлым краем и разнообразной скульптурой: ямчатой, сетчатой, ямчато-сетчатой	В основном ямчатая (все варианты), редко лабиринтовидная, струйчато-сетчатая, сетчатая, лентовидная
<i>Phacellanthus</i>	0.50—0.57	Правильно мелкоячеистая	Низкие, булавовидно-утолщенные	Ямчатая с окаймлением
<i>Phelipanche</i>	0.29—0.72	Ячеистая и правильно мелкоячеистая	Низкие или средней высоты, с округло- или узкокопьевидным краем и сетчатой (от крупно до мелкосетчатой) или редколестничной скульптурой	Лентовидная, нитевидная, сетчатая (все варианты, кроме отмеченного на рис. 4, 5 а), редкоямчатая
<i>Orobanche gamosipala</i> **	0.48—0.51	Ячеистая	Средней высоты, линзовидно- или копьевидно-утолщенные, без пор	Лентовидная

* Род *Boschniakia* отличается от других родов наличием на микропиларном и халазальном концах семени системы воздушных полостей, образованных клетками эндотелия и средних слоев интегумента.

** *O. gamosipala* резко отличается по строению семенной кожуры от других представителей рода и в связи с этим занимает в таблице особое положение.

Изучение комплекса признаков семени позволило дополнить морфологические характеристики родов паразитических флоры СССР и их некоторых внутривидовых таксонов (см. таблицу).

1. Род *Boschniakia* хорошо отличается от других родов формой и окраской семян, сильным развитием воздушных полостей в семенной кожуре, что ранее отметил Н. Smith (1933). По мелкосетчатой скульптуре ВТС клеток эпидермы семенной кожуры (рис. 4, 5а) и строению РС этих клеток *B. rossica* (Cham. et Schlecht.) В. Fedtsch. сходен с представителями рода *Phelipanche*, однако отличается от них более тонкими тяжами утолщений клеточных стенок (до 3 мкм).

2. Каждый из монотипных родов *Mannagettaea* и *Phacellanthus* характеризуется особым строением РС и ВТС клеток эпидермы семенной кожуры (рис. 3, 2; 4, 9 и рис. 3, 1; 4, 10 соответственно).

3. Для изученных представителей рода *Diphelypaea* характерны ямчатый и лабиринтовидный типы скульптуры ВТС клеток эпидермы семенной кожуры (рис. 4, 1а, б; 2), что сближает этот род с родом *Orobanche*. Однако своеобразное строение РС клеток эпидермы со струйчато-ямчатой или редкоямчатой скульптурой отличает род *Diphelypaea* от всех других родов. Два изученных вида рода *Diphelypaea* — *D. coccinea* (Bieb.) Nicolson и *D. tournefortii* (Desf.) Nicolson — хорошо различаются по строению семенной кожуры, хотя у некоторых образцов встречались переходные структуры. Для первого вида характерны лабиринтовидная и сетчатая скульптуры ВТС клеток эпидермы, для второго — ямчатая. Скульптура РС клеток эпидермы семенной кожуры также различна у этих видов.

4. Для рода *Cistanche* характерны семена более крупные, чем у других изученных родов, с глубокаячейстой поверхностью. Ряд видов (*C. flava* (C. A. Mey.) Korsh., *C. ridgewayana* Aitch. et Hemsl. и др.) имеют шаровидную форму семени, которая не встречается в других родах. Эндотелиальный слой семенной кожуры широкий — (4) 5—15 мкм. Строение РС эпидермальных клеток семенной кожуры своеобразно и позволяет четко отличать представителей рода *Cistanche* от других родов. Скульптура ВТС очень разнообразна. У некоторых видов, например у *C. fissa* (C. A. Mey.) G. Beck, *C. salsa* (C. A. Mey.) G. Beck, это разнообразие проявляется в пределах одного семени. В то же время имеется скульптура, характерная только для этого рода (рис. 4, 5з, 6—8). Разнообразие строения семенной кожуры у представителей рода *Cistanche*, особенно таких признаков, как величина и число клеток эпидермы, характер утолщений их стенок, позволяет диагностировать по семенам все изученные виды этого рода.

Зародыш *Cistanche* характеризуется большим по сравнению с другими изученными родами числом клеток и более высокой степенью дифференциации. Алейроновый слой эндосперма однорядный или двурядный. Эндосперм зрелого семени в отличие от семян других родов содержит не только белок и жиры, но также и большое количество крахмала.

Различия в строении семени между тремя изученными секциями рода находятся на уровне видовых различий. Однако виды *C. flava* и *C. mongolica* (= *C. tubulosa* auct.) заметно отличаются от всех изученных представителей рода особенностями строения эндосперма, соотношением длины зародыша и эндосперма, наиболее крупными клетками эпидермы семенной кожуры, особым характером утолщений их внутренних тангентальных (рис. 4, 8) и радиальных стенок.

5. Род *Orobanche* характеризуется относительным разнообразием формы и поверхности семени. Для видов этого рода характерны два типа поверхности семени (ячеистая и мелкоячеистая) и три варианта последнего типа. Из них извилисто-узкаячейстая и удлинненно-ячеистая характерны только для видов рода *Orobanche*. Строение РС клеток эпидермы семенной кожуры (два типа и пять вариантов) позволяет отличать род *Orobanche* от других родов паразитических. Для рода в целом характерна ямчатая скульптура ВТС, хотя иногда встречаются и другие типы скульптуры — лабиринтовидная, лентовидная, сетчатая, струйчато-сетчатая (рис. 4, 1а—д, 2, 3, 5а, б, ж).

Секции *Inflatae* (G. Beck) Tzvel. и *Orobanche* (Цвелев, 1981) не различаются по признакам строения семени. Большинство рядов этого рода характеризуются оригинальным сочетанием изученных признаков, таких, как величина семени, характер его поверхности, скульптура клеточных стенок эпидермы семенной кожуры, что говорит, вероятно, о естественности этих надвидовых таксонов. Однако многие из них довольно плохо различаются из-за трансгрессии ряда признаков семени. Монотипный ряд *Camptolepides* Tzvel. (*O. camptolepis* Boiss. et Reut.) отличается от других рядов своеобразной струйчато-сетчатой скульптурой ВТС клеток эпидермы семенной кожуры, что подтверждает правильность его выделения Н. Н. Цвелевым во «Флоре СССР». Также монотипный ряд *Arcuatae* G. Beck (*O. colorata* C. Koch) отличается комплексом признаков — значительной величиной семян, большим числом клеток эпидермы семенной кожуры, их редко крупноямчатой скульптурой. Ряд *Crassicaules* Novopokr. (*O. kotschyi* Reut., *O. gigantea* (G. Beck) Gontsch. и др.) имеет сходную

с рядами *Coerulescentes* G. Beck и *Pycnostachyae* Tzvel. точно-мелкоямчатую скульптуру стенок клеток эпидермы, но отличается более крупными семенами и часто расположенными порами ВТС клеток эпидермы. Близкие ряды *Coerulescentes* и *Pycnostachyae* различаются в основном лишь по высоте радиальных стенок клеток эпидермы семенной кожуры. Ряд *Minores* G. Beck отличается от других рядов удлинено-ячеистой поверхностью семени. Ряды *Cernuae* Novopokr. и *Amoenae* G. Beck также отличаются от других рядов *Orobanche* характером поверхности семени (извилисто-узкоячеистая). Однако между собой они очень сходны, особенно виды *O. cernua* и *O. amoena* C. A. Mey. Вид *O. hansii* несколько обособлен по строению семенной кожуры. По характеру поверхности семени и скульптуре клеточных стенок эпидермы семенной кожуры ряд *Curvatae* G. Beck оказался неоднородным: группа видов *O. flava* Mart., *O. grossheimii* Novopokr., *O. krylowii* G. Beck и *O. lucorum* A. Br. выделяется большим числом клеток эпидермы семенной кожуры (в основном 9—10 вдоль семени), и смешанной (ямчато-сетчато-лабиринтовидной) скульптурой их ВТС. У других видов этого ряда (*O. alsatica*, *O. elatior* и др.) поверхность семени состоит из меньшего числа клеток (не больше 8 вдоль семени), скульптура ВТС этих клеток ямчатая.

Диагностика большинства видов рода *Orobanche* по признакам строения семени затруднена вследствие значительного варьирования последних в пределах вида и перекрывания признаков у близких видов одного ряда и родственных рядов. *Orobanche gamosepala* Reut. по строению семенной кожуры, в частности по лентовидной скульптуре ВТС и линзовидно- и копьевидно-утолщенным РС клеток эпидермы, резко отличается от всех других изученных видов *Orobanche*. Вероятно, этот вид занимает обособленное положение в роде и заслуживает выделения в отдельный надвидовой таксон.

6. Род *Phelipanche* в отличие от *Orobanche* характеризуется относительным однообразием формы и поверхности семян. Семена в основном матовые, обычно с сероватым налетом вследствие отложения воска на их поверхности, что отличает этот род от других изученных родов. Эндотелиальный слой семенной кожуры широкий (4—13 мкм). Строение РС клеток эпидермы своеобразно. Для рода характерна сетчатая, лентовидная и нитевидная скульптуры ВТС клеток эпидермы семенной кожуры (рис. 4, 3, 4, 5а—ж). Подсекции *Holoclada* Novopokr. и *Pleioclada* Novopokr. не различаются по строению семени. Однако по характеру утолщений клеточных стенок эпидермы семенной кожуры (РС и ВТС) в роде *Phelipanche* можно выделить 2 группы видов: 1 — *P. caesia* (Reichenb.) Soják. и близкие виды (*P. arenaria* (Borkh.) Pomel, *P. bungeana* (G. Beck) Soják, *P. iberica* (G. Beck) Soják, *P. karatavica* (Pavl.) Soják, *P. pallens*, *P. purpurea*); 2 — *P. aegyptiaca* (Pers.) Pomel, *P. orientalis* (G. Beck) Soják, *P. cilicica* (G. Beck) Soják и другие изученные виды. Для первой группы видов характерны лентовидная и крупносетчатая скульптура ВТС клеток эпидермы и широкий, значительно утолщенный край РС этих клеток. Вторая группа видов характеризуется сетчатой и мелкосетчатой скульптурой ВТС с элементами извилисто-сетчатой, дважды-сетчатой и струйчато-сетчатой скульптур и более узким и слабо утолщенным краем РС клеток эпидермы. В первой группе видов признаки семенной кожуры позволяют различать близкородственные виды; так, например, *P. purpurea* отличается нитевидной скульптурой ВТС клеток эпидермы, *P. arenaria* сходна по строению семени с видами *P. caesia* и *P. pallens*, но отличается от них низкими РС с редкими щелевидными порами. У второй группы видов семена более однообразны и, кроме того, значительная интродуция признаков семени в этой группе затрудняет их использование для видовой диагностики. Хотя между семенами *P. ramosa* (L.) Pomel и *P. mutelii* (F. Schultz) Pomel имеются переходные структуры, эти виды в большинстве случаев хорошо различаются по скульптуре клеточных стенок эпидермы семенной кожуры, что подтверждает самостоятельность этих таксонов.

Подытожим полученные результаты.

Настоящим исследованием выяснено, что строение семени, а именно комплексы признаков разных структур семени, имеет существенное значение для уточнения систематики паразитических на уровне родов, внутривидовых таксонов и видов. В разных родах таксономически значимыми оказываются различные

признаки семени. Наиболее важные — признаки поверхности семени и характер вторичных утолщений клеточных стенок эпидермы семенной кожуры.

Особенности строения семян подтверждают естественность всех семи изученных родов заразиховых, в том числе родовой ранг *Phelipanche* Pomel, и позволяют диагностировать эти роды по признакам семени. Секции рода *Orobanchе* и группы видов *Phelipanche*, соответствующие подсекциям *Holoclada* и *Pleioclada*, не различаются по строению семени. Различия по признакам семени между тремя изученными секциями рода *Cistanche* находятся на уровне видовых различий. Полученные данные позволяют разделить род *Phelipanche* на две группы видов, соответствующие, вероятно, разным надвидовым таксонам: 1) сходные по строению семенной кожуры с *Phelipanche caesia* (*P. arenaria*, *P. bungeana*, *P. pallens* и др.) и 2) сходные по строению семенной кожуры с *P. aegyptiaca* (*P. ramosa*, *P. mutelii*, *P. cilicica* и др.).

Результаты изучения семени подтверждают естественность большинства рядов в роде *Orobanchе*. Вместе с тем наши данные свидетельствуют об отсутствии существенной обособленности рядов *Amoenae* и *Cernuae* и о неоднородности ряда *Curvatae*, распадающегося по признакам семени на две группы видов.

Группа видов *Cistanche flava* и *C. mongolica* по ряду признаков семени занимает обособленное положение в роде *Cistanche* и заслуживает, вероятно, выделения в самостоятельный надвидовой таксон.

Комплексы признаков семени имеют различное значение для диагностики видов в разных родах. Все изученные виды родов *Cistanche* и *Diphelypaea* отчетливо различаются по строению семени и семенной кожуры. В многовидовых родах *Orobanchе* и *Phelipanche* большинство видов трудно различимы по признакам семени. В роде *Orobanchе* отчетливо диагностируются лишь отдельные виды (например, *O. colorata*, *O. camptolepis*), выделяемые систематиками в отдельные ряды. Вид *O. gamosepala* резко отличается по признакам семенной кожуры от остальных представителей рода и, вероятно, заслуживает выделения в особую надвидовую таксономическую категорию. В роде *Phelipanche* по признакам семени хорошо диагностируются лишь некоторые виды первой группы (*P. arenaria*; *P. iberica*, *P. purpurea*).

Изменчивость признаков семени, не обнаруживающая взаимосвязей с географическим распространением вида и внутривидовыми таксонами ниже подвидового ранга, и их трансгрессия свидетельствуют об отсутствии строгой генетической изоляции между близкими (и, вероятно, эволюционно молодыми) видами и группами видов в родах *Orobanchе* и *Phelipanche*, что подтверждено к настоящему времени экспериментально (Musselman e. a., 1981). Возможно, что обособленность видов в этих группах поддерживается не столько генетическими, сколько экологическими (этологическими) факторами изоляции, связанными с особенностями опыления (преобладание аутогамии) и взаимоотношений с растениями-хозяевами (таксономический состав, распространение и т. д.).

Авторы благодарят В. И. Грубова, Н. Н. Цвелева, В. П. Бочанцева, Т. Н. Попову и А. А. Коробкова за предоставленный материал и помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

- Антонова Т. С. Особенности строения семенных оболочек у некоторых видов *Orobanchе*. — Бюлл. НТИ по маслич. культурам, 1978, вып. 2, с. 60—61. — Бутков А. Я. Сем. *Orobanchaceae*. — В кн.: Флора Узбекистана. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1961, т. 5, с. 503—522. — Новопокровский И. В. О видах заразики *Orobanchе*, поражающих культурные растения Дона и Северного Кавказа. — Изв. Донск. ин-та с. х. и мелиорации, 1928, т. 8, с. 49—58. — Новопокровский И. В., Цвелев Н. Н. Сем. *Orobanchaceae*. — В кн.: Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, т. 23, с. 19—115. — Терёхин Э. С., Иванова Г. И. К систематике кавказских заразики. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 8, с. 1105—1112. — Терёхин Э. С., Кравцова Т. И. Карполого-анатомический анализ рода *Phelipanche* (*Orobanchaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1488—1496. — Терёхин Э. С., Никитичева Э. И. Семейство *Orobanchaceae*. Онтогенез и филогенез. Л.: Наука, 1981. 228 с. — Цвелев Н. Н. Сем. *Orobanchaceae*. — В кн.: Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1981, т. 5, с. 317—336. — Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с. — Attawi F. A. J. Morphologisch-anatomische Untersuchungen Über den Parasitismus, die Entwicklungsweise und die Struktur der Haustorialorgane von *Orobanchе*-Arten sowie über Samenstrukturen bei *Orobanchaceae*. Diss., Giessen, Justus-Liebig Univ., Giessen, 1977. 170 S. — Beck-Mannagetta G. R. Monographie der Gattung *Orobanchе*. — Bibl. Bot., 1890, Bd 19. 275 S. — Beck-

Mannagetta G. R. Orobanchaceae. — In: *Engler A. Das Pflanzenreich.* Leipzig, 1930, Bd 4, N 261, S. 1—348. — *Chater A. O., Rix E. M., Webb D. A. Orobanchaceae.* — In: *Tutin T. G. Flora Europaea.* Cambridge: Univ. Press, 1972, vol. 3, p. 285—294. — *Granel de Solignac L. Recherches de caractères nouveaux pour la classification des Orobanchacées.* — *Natur. Monspel., ser. Bot.*, 1970, fasc. 21, p. 75—78. — *Krenner J. A. The natural history of the sunflower broomrape (Orobanche cumana Wallr.).* — *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.*, 1958, vol. 4, N 1—2, p. 113—144. — *Musselman L. J., Parker C., Dixon N. Notes on autogamy and flower structure in agronomically important species of Striga (Scrophulariaceae) and Orobanche (Orobanchaceae).* — *Beitr. Biol. Pfl.*, 1981, Bd 56, Hf 2/3, S. 329—343. — *Smith H. Plantae sinensis.* XXVI. *Orobanchaceae.* — *Medd. Goteborgs Bot. Tradgart*, 1933, vol. 8, p. 127—146.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 XII 1985.

S U M M A R Y

The results of the investigation confirm the natural character of the majority of the taxa (genera, series, species), though can not be used for the recognition of the taxa within species. The problems of revision of the above-species systematics in the *Phelipanche* genus and the systematic position of *Orobanche gamosepala* are discussed.

УДК 582.89

Т. В. Лаврова, М. Г. Пименов, Г. Н. Девяткова

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КЛАСТЕР-АНАЛИЗА
ДЛЯ ВЫЯСНЕНИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ
ВИДОВ ПОДТРИБЫ *FOENICULINAE* (*UMBELLIFERAE*)
ФЛОРЫ СССР**

T. V. LAVROVA, M. G. PIMENOV, G. N. DEVYATKOVA. THE USAGE OF
CLUSTER-ANALYSIS IN THE ELUCIDATION OF THE TAXONOMIC RELATIONS OF SPECIES IN
THE SUBTRIBE *FOENICULINAE* (*UMBELLIFERAE*) OF THE FLORA OF THE USSR

Проведена ревизия таксономических отношений видов подтрибы *Foeniculinae* (*Umbelliferae*), встречающихся на территории СССР. Виды описаны по совокупности анатомических и морфологических признаков (всего 41 признак); группировка видов выполнена с помощью иерархического кластер-анализа (версия UPGMA). Пересмотрены таксономические связи в пределах многих родов подтрибы *Foeniculinae*, которые оказались весьма искусственными (*Cnidium*, *Ligusticum* и др.). Описан новый род *Karatavia*, род *Alposelinum* перенесен в род *Lomatocarpa* как отдельная секция.

В данной работе мы подводим некоторые итоги многолетней ревизии систематики отечественных видов и родов подтрибы *Foeniculinae* Dumort. (= *Ligusticeae* Calest. p. p., *Umbelliferae*—*Apiaceae*), а именно даем неформальное (без диагнозов таксонов) описание выявленной структуры подтрибы. В этой ревизии, исходя из крайней таксономической сложности *Foeniculinae*, что отразилось, в частности, в бесконечных пересмотрах положения и соответствующей номенклатуры многих видов, мы с самого начала ориентировались на использование максимально доступного разнообразия признаков, что предопределило не только возможность, но и необходимость применения компьютерных алгоритмов обработки данных, в первую очередь кластер-анализа. Пользуясь этим методом уже на промежуточных этапах работы (Лаврова и др., 1983), мы показали, что распределение карпологических признаков (это относится и к признакам черешка — см. Лаврова и др., 1982) не соответствует принятому разделению родов на виды. Плохо коррелируют эти две важные в систематике зонтичных группы признаков и между собой у таксонов *Foeniculinae*. Видимо, в этом (максимально выраженной гетеробатмии признаков) и заключается причина таксономической сложности *Foeniculinae* и нестабильности представлений о взаимосвязях видов и родов подтрибы. Мы полагали, что более стабильную классификацию, в то же время отражающую наилучшим образом эволюционные отношения в пределах группы, можно получить, привлекая дополнительные признаки. К сожалению, оказалось возможным использовать только морфологические и анатомические признаки, поскольку другие категории признаков (химические, цитологические) изучены у *Foeniculinae* очень фрагментарно. Другой особенностью данной работы, с самого начала ограничивавшей наши возможности, было вынужденное исключение из рассмотрения таксонов, не встречающихся на территории СССР (мы включили только один такой вид: *Cnidium silaifolium* (Jacq.) Simonk.), поскольку составить их полные и сопоставимые описания по всем признакам оказалось пока не возможным, поэтому мы не можем рассматривать выраженные в форме фенограммы отношения видов как не подлежащие дальнейшему пересмотру. Такой пересмотр может стать необходимым при включении в исследование новых категорий признаков, а также новых таксонов с сопредельных территорий. Число таких таксонов

может оказаться весьма значительным, если даже ограничиться теми родами, которые включил в «круг родства» *Ligusticum* L. Лейте (Leute, 1969, 1970). В данной статье мы только в некоторых случаях, представляющихся очевидными, указываем на такого рода таксоны при рассмотрении видов флоры СССР.

В процессе работы мы провели критическую апробацию многих потенциально применимых в систематике *Foeniculinae* признаков. В конце концов мы отобрали 41 таксономический признак и считаем этот набор оптимальным, поскольку при принятой системе кодирования признаков (2—4 состояния для качественных признаков, последующая стандартизация всех признаков такая, что их значения варьируют в интервале 0—1) они обладают минимальной внутривидовой изменчивостью и в то же время четко разделяют виды. Признаки относятся к строению всех частей растений, но наибольшее их число — к строению плода. В этом объективно отражается особая значимость карпологических признаков в систематике *Umbelliferae*; в то же время само число признаков того или иного типа не предопределяет априорно их окончательного «веса» в данной конкретной таксономической ситуации.

Ниже приводятся использованные признаки и кодировка их состояний.

1. Жизненная форма	
растение — монокарпик	0
растение — поликарпик	1
2. Строение подземных органов	
горизонтального корневища нет	0
имеется многоглавое корневище (каудекс)	0.5
имеется горизонтальное корневище	1
3. Наличие полости в стебле	
стебель полый	0
стебель плотный	1
4. Наличие крылатых ребер на стебле	
стебель с некрылатыми ребрами	0
стебель с крылатыми ребрами	1
5. Наличие стеблевых листьев	
листья только прикорневые	0
есть и стеблевые листья	1
6. Форма листовой пластинки	
листья трехраздельные	0
листья перистые	0.5
листья дважды-трижды перистые	1
7. Форма конечных долей листа	
доли листа линейно-нитевидные	0
доли листа от линейно-ланцетных до яйцевидных	0.33
доли листа широкояйцевидные, ромбические	0.67
доли листа овально-округлые, широкотреугольные, крупные	1
8. Опушенность черешков листьев	
черешки голые	0
черешки покрыты шипиками	0.5
черешки опушены одноклеточными волосками	1
9. Форма поперечного сечения черешка	
черешки V- или U-образные с выемкой или серповидные	0
черешки округлые	1
10. Наличие внутренней полости в черешках	
черешки полые	0
полость непостоянная	0.5
черешки плотные	1
11. Расположение проводящих пучков в черешках	
пучки расположены только по периферии черешка в один ряд	0
кроме периферических, имеются также и центральные пучки	1
12. Наличие одревесневших участков центральной паренхимы черешков одревесневших участков центральной паренхимы нет	0
одревесневшие участки центральной паренхимы есть	1

13.	Наличие склеренхимной обкладки проводящих пучков черешков склеренхимной обкладки проводящих пучков нет	0
	склеренхима окружает пучок только со стороны флоэмы или только со стороны ксилемы или располагается между ксилемой и флоэмой	0.5
	склеренхима окружает пучок со всех сторон	1
14.	Расположение секреторных канальцев в черешках секреторные канальцы расположены у тяжелой колленхимы	0
	секреторные канальцы расположены не только у тяжелой колленхимы, но и с адаксиальной стороны проводящих пучков	0.33
	секреторные канальцы встречаются по всей паренхиме	0.67
	секреторные канальцы встречаются по всей паренхиме, а также и во флоэме проводящих пучков	1
15.	Наличие центрального зонтика центрального зонтика нет	0
	центральный зонтик есть	1
16.	Число зонтиков на одном стебле зонтик один	0
	зонтиков несколько	1
17.	Среднее число лучей зонтика ¹	
18.	Опушение лучей зонтиков лучи зонтиков голые	0
	лучи зонтиков шероховатые	0.5
	лучи зонтиков опушены длинными волосками	1
19.	Наличие обертки обертки нет	0
	обертки нет или она из 1—4 рано опадающих листочков	0.5
	обертка есть	1
20.	Опушение обертки листочки обертки голые	0
	листочки обертки шероховатые	0.5
	листочки обертки опушены длинными волосками	1
21.	Наличие оберточки оберточки нет	0
	оберточка есть	1
22.	Морфология листочков обертки и оберточки обертки и оберточки из цельных листочков	0
	обертки и оберточки из рассеченных листочков	1
23.	Наличие зубцов чашечки зубцы чашечки отсутствуют	0
	зубцы чашечки незаметные или очень маленькие	0.5
	зубцы чашечки выражены	1
24.	Цвет лепестков лепестки не желтые	0
	лепестки желтые	1
25.	Цвет лепестков лепестки чисто-белые или розоватые	0
	лепестки красные	1
26.	Опушение лепестков лепестки со спинки голые	0
	лепестки со спинки опушены волосками	1

¹ Средние значения стандартизованы таким образом, что минимальное значение приравнено к нулю, максимальное — к единице, остальные нормированы по формуле

$$\tilde{x}_i = \frac{x_i - x_{\min}}{x_{\max} - x_{\min}},$$

где x_i — фактическое число лучей зонтика, $\tilde{x}_i$ — то же после стандартизации, $x_{\max}$ и $x_{\min}$ — максимальное и минимальное значения.

27. Наличие секреторных канальцев в лепестках	
лепестки без секреторных канальцев	0
лепестки с секреторными канальцами	1
28. Стилodium	
стилodium прямостоячие	0
стилodium расходящиеся	0.5
стилodium отогнуты на спинную сторону мерикарпиев	1
29. Структура поверхности мерикарпиев	
мерикарпии голые	0
мерикарпии покрыты папиллозными выростами	0.33
мерикарпии покрыты одноклеточными волосками	0.67
мерикарпии покрыты папиллозными выростами и одноклеточными волосками	1
30. Ширина комиссуры	
экзокарпий на брюшной стороне прерывается у конца краевых ребер	0
экзокарпий на брюшной стороне прерывается близ основания краевых ребер	0.5
экзокарпий на брюшной стороне прерывается у колонки	1
31. Степень развития краевых ребер	
краевые ребра нитевидные	0
краевые ребра килевидные	0.5
краевые ребра крылатые	1
32. Степень развития спинных ребер	
спинные ребра нитевидные	0
спинные ребра килевидные	0.5
спинные ребра крылатые	1
33. Наличие губчатого утолщения в ребрах	
ребра не губчато-утолщенные	0
ребра губчато-утолщенные	1
34. Наличие в мезокарпии клеток с утолщенными щелевидно-пористыми оболочками	
щелевидная пористость клеток мезокарпия не выражена	0
щелевидная пористость клеток мезокарпия выражена	1
35. Положение проводящих пучков в ребрах	
проводящие пучки находятся в основании ребер	0
проводящие пучки находятся в средней части ребер или занимают большую часть ребра	0.5
проводящие пучки находятся у вершин ребер	1
36. Наличие гипэндокарпия из прозенхимных клеток с одревесневшими щелевидно-пористыми оболочками	
внутренний слой мезокарпия из паренхимных клеток	0
внутренний слой мезокарпия из прозенхимных клеток со щелевидно-пористыми оболочками	1
37. Наличие ложбиночных секреторных канальцев	
секреторных канальцев в ложбинках нет	0
секреторные канальцы в ложбинках одиночные	0.5
секреторные канальцы в ложбинках по 2—5	1
38. Наличие секреторных канальцев под реберными пучками	
секреторных канальцев под реберными пучками нет	0
секреторные канальцы под реберными пучками есть	1
39. Наличие реберных секреторных канальцев	
реберных секреторных канальцев нет	0
реберные секреторные канальцы есть	1
40. Число слоев эндокарпия	
эндокарпий однослойный	0
эндокарпий двухслойный	1
41. Наличие в мезокарпии заходящего в ребра слоя специализированных сильно сжатых клеток	
слой специализированных клеток в мезокарпии отсутствует	0
слой специализированных клеток в мезокарпии развит	1

В таблице дано распределение признаков у изученных нами 49 видов флоры СССР (Н — состояние признака неизвестно). Виды расположены в алфавитном порядке в соответствии с номенклатурой; принятой к началу данной работы, т. е. с учетом наших критических исследований некоторых родов подтрибы (*Pachypleurum* Ledeb. s. ampl., *Cnidiocarpa* M. Pimen., *Halosciastrium* Koidz., *Magadania* M. Pimen. et Lavrova, *Conioselinum* Fisch. ex Hoffm., *Sphaenolobium* M. Pimen., *Tamamschjania* M. Pimen. et Kljuykov) и внесенных при этом номенклатурных новинок. Видимо, сделанные в результате этих исследований изменения в понимании отношений таксонов *Foeniculinae* отражают наиболее очевидные из необходимых корректив, но, как показывает полный анализ подтрибы (даже в масштабах флоры СССР), они недостаточны.

Фенограмма, построенная на основе данных матрицы наблюдений (см. таблицу) методом кластер-анализа (расстояния между таксонами в евклидовой системе координат, метод группировки UPGMA) и представленная на рисунке, позволяет углубить этот анализ. Самое главное — это возможность выделить таксоны одного ранга (например, родового) так, чтобы таксономические расстояния между включенными видами находились в определенном, довольно узком интервале значений и различие между секциями не было бы, например, больше, чем между двумя родами. Что касается ранга таксонов, то никакого определенного ответа на этот вопрос анализ фенограммы не дает и дать не может. Практически поступают так, чтобы номенклатурные изменения были минимальны, т. е. следуют эмпирически сложившемуся представлению об объеме родов. В подтрибе *Foeniculinae*, как и вообще в семействе зонтичных, превалирует узкое понимание объема рода, позволяющее выделять на уровне рода относительно небольшие естественные таксоны. Как в пределах подтрибы, так и в семействе в целом, эта концепция реализуется непоследовательно, т. е. наряду с мелкими естественными родами общеприняты и крупные родовые конгломераты, что не всегда оправданно. В анализируемой группе к числу таких критических родов принадлежат в первую очередь *Cnidium* Cuss. и *Ligusticum*.

Последовательное применение к представителям подтрибы *Foeniculinae* флоры СССР требования о сопоставимости родов в отношении их внутреннего разнообразия приводит к разделению этой подтрибы на 33 рода (см. рисунок).

Если сопоставить эти результаты с обработкой зонтичных во «Флоре СССР» (Шишкин, 1950, 1951), то, конечно, нельзя не отметить увеличения числа родов. Из рассматриваемых нами 49 видов во «Флору СССР» были включены 35, относящихся к 12 родам. В сводке «Сосудистые растения СССР» (Черепанов, 1981), отразившей работы по ревизии зонтичных СССР, выполненные до 1979 г., из этих 49 видов приводится 41 (21 род). Не вошли в эту сводку позже описанные *Cnidiocarpa alaiica* (Пименов, 1983), *Seselopsis pusilla*, *Neopaulia alaiica* (Пименов и др., 1983) и недавно найденные на территории СССР *Meum athamanticum* (Малиновский, 1984), *Cnidium filisetum* (Ворошилов, 1982) и *Conioselinum jeholense* (Пименов, 1985). Таким образом, наши результаты свидетельствуют о том, что даже по сравнению с последней сводкой номенклатуры зонтичных СССР в отношении таксонов подтрибы *Foeniculinae* потребуются довольно значительные изменения. В данной работе мы предлагаем только часть необходимых, с нашей точки зрения, номенклатурных нововведений, главным образом те из них, которые вносят коррективы в наши ранее опубликованные критические заметки, предполагая в ближайшем будущем посвятить наиболее интересным из критических таксонов специальные статьи. Сейчас же мы хотим не столько обратить внимание на номенклатурную сторону вопроса, сколько описать в общих чертах структуру выявленных в подтрибе *Foeniculinae* отношений.

Для общей структуры таксономических отношений *Foeniculinae* характерны постепенный переход от более высокого к более низкому уровню сходства и отсутствие четкого деления подтрибы на соподчиненные таксоны (группы родов), причем нередко то же можно сказать и о родовом уровне. Выделение указанных выше групп видов на родовом уровне является наиболее приемлемым компромиссом между необходимостью номенклатурного оформления системы и явной континуальностью изменения уровня сходства во многих частях фенограммы. Ветвление фенограммы, особенно на более низких уровнях сходства,

Распределение состояний признаков у видов подтрибы *Foeniculinae*

№ вида	Вид	Порядковый номер признака																			
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	<i>Alposelinum albomarginatum</i> (Schrenk) M. Pimen.	0	0	0	0	0	1	0,33	0	0	0	0	0	0	0,33	0	0	0,13	0,5	1	0
2	<i>Cenolophium derudatum</i> (Hornem.) Tutin	1	1	1	0	1	1	0,33	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0,50	1	0,5	0
3	<i>Cnidium ajanense</i> (Regel et Til.) Drude	1	1	0	0	1	1	0,33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,43	1	0,5	0
4	<i>C. eriditiform</i> (Turcz.) Schischk.	0	0	0	0	1	1	0,33	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0,30	1	1	0
5	<i>C. davuricum</i> (Jacq.) Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey	0	0	0	0	1	1	0,33	1	0	1	0	0	0,5	0	0	1	0,43	1	1	0
6	<i>C. dubium</i> (Schkuhr.) Thell.	1	0	0	0	1	1	0,33	0,5	0	0,5	0	0	0,5	0	0	1	0,77	0,5	0,5	0
7	<i>C. filisetum</i> Nakai et Kitag.	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0,33	0	1	0,07	0,5	1	0
8	<i>C. monnieri</i> (L.) Cuss.	0	0	0	0	1	1	0,33	1	0	1	0	0	0	0,33	0	1	0,60	1	1	0
9	<i>C. multicaule</i> (Turcz.) Ledeb.	H	0	0	0	1	1	0,33	0	1	1	0	0	1	0,67	0	1	0,27	0	1	0
10	<i>C. salinum</i> Turcz.	1	0	0	0	1	1	0,33	0	0	0	0	0	0,5	0	0	1	0,43	0,5	0,5	0
11	<i>C. silaifolium</i> (Jacq.) Simonk.	1	1	1	0	1	1	0,33	0	0	1	0	0	0,5	0,33	0	1	1	0,5	0,5	0
12	<i>Cnidiocarpa alaica</i> M. Pimen.	1	1	0	0	1	1	0,33	0,5	1	0	0	0	0	0,33	0	0	0,67	1	0,5	0
13	<i>C. grossheimii</i> (Manden.) M. Pimen.	1	1	0	0	1	1	0,33	0,5	1	0	0	0	0	0,33	0	1	0,93	1	1	0
14	<i>Conioselinum chinense</i> (L.) Britt., Sterns et Pogg.	1	1	0	0	1	1	0,33	0	1	0	0	0	0	0,33	0	1	0,60	0,5	0,5	0
15	<i>C. jeholense</i> (Nakai et Kitag.) M. Pimen.	1	1	0	0	1	1	0,33	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0,34	0,5	0	H
16	<i>C. longifolium</i> Turcz.	1	1	0	0	1	1	0,33	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,20	1	0,5	0
17	<i>C. schuganicum</i> B. Fedtsch.	1	1	0	0	1	1	0,33	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0,07	0,5	1	0
18	<i>C. tataricum</i> Hoffm.	1	1	0	0	1	1	0,33	0	1	0	0	0	0	0,67	0	1	0,47	1	0,5	0
19	<i>Dimorphosciadium gayoides</i> (Regel et Schmalh.) M. Pimen.	0	0	0	0	0	1	0,33	0	0	1	0	0	0	0,33	1	0	0,47	1	1	0
20	<i>Foeniculum vulgare</i> Mill.	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0,67	0	1	0,23	0	0	H
21	<i>Halosciastum melanotilingia</i> (Boissieu) M. Pimen. et V. Tichomirov	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,10	0	1	0
22	<i>Levisticum officinale</i> Koch	1	0,5	0	0	1	1	0,67	0	1	0	0	0	0	0,33	0	1	0,37	0,5	1	0,5
23	<i>Ligusticum alatum</i> (Bieb.) Spreng.	1	1	0	1	1	1	0,33	0	1	0	0	0	0	0,67	0	1	1	1	1	1
24	<i>L. arafae</i> Albov	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0,67	0	1	0,83	1	1	1
25	<i>L. mongolicum</i> (Turcz.) Kryl.	1	0	0	0	1	1	0,33	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0,43	0	0	H
26	<i>L. mutellina</i> (L.) Crantz	1	0,5	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0,43	0	1	0

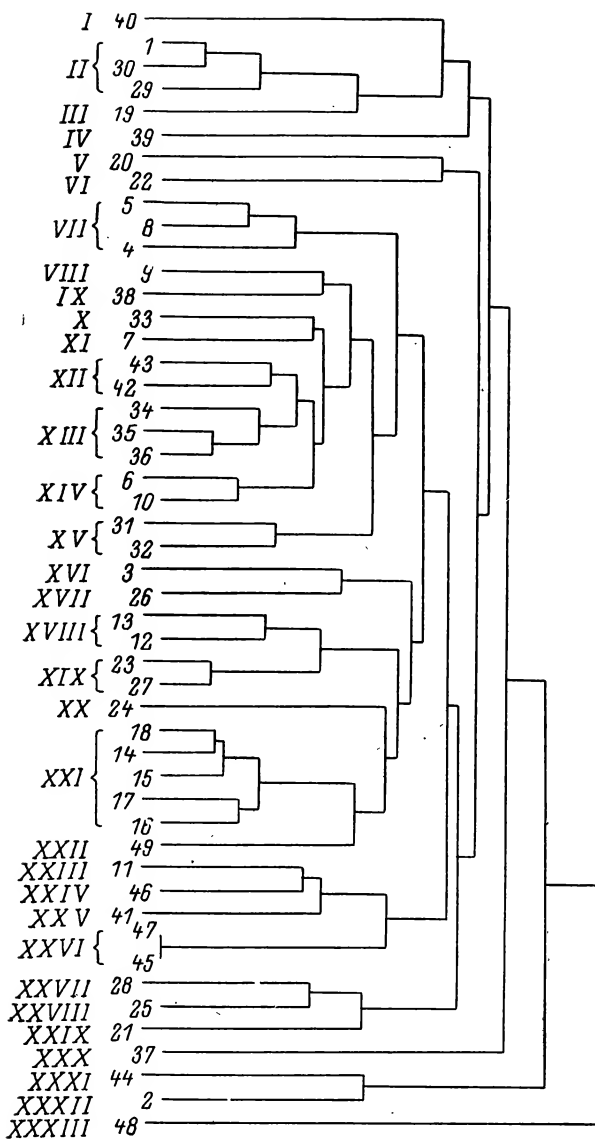
№ ряда	Вид	Порядковый номер признака																				
		21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41
1	<i>Alposelinum albomarginatum</i> (Schrenk) M. Pimen.	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0,5	0	1	0	0	0,5	0	0	0	0
2	<i>Cenolophium denudatum</i> (Hornem.) Tutin	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0,5	0,5	0	1	0,5	1	0,5	0	0	0	0
3	<i>Cnidium ajanense</i> (Regel et Til.) Drude	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0,5	0	1	0	0	1	0	1	0	1
4	<i>C. crinitifolium</i> (Turcz.) Schischk.	1	0	0,5	0	0	0	0	1	0,33	1	1	1	0	1	0	0	0,5	0	0	0	0
5	<i>C. dauricum</i> (Jacq.) Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey	1	0	0,5	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0,5	0	0	0	0
6	<i>C. dubium</i> (Schkuhr.) Thell.	1	0	0,5	0	0	0	1	1	0	0,5	1	0,5	0	1	0,5	0	0,5	0	0	0	0
7	<i>C. filisectum</i> Nakai et Kitag.	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0,5	0,5	0	0	0,5	0	0,5	0	1	0	0
8	<i>C. monnieri</i> (L.) Cuss.	1	0	0,5	0	0	0	0	1	0	0,5	1	1	0	1	0,5	0	0,5	0	0	1	0
9	<i>C. multicaule</i> (Turcz.) Ledeb.	1	0	0,5	0	1	0	1	1	0	1	0,5	0,5	0	1	0,5	0	0,5	0	0	0	0
10	<i>C. salinum</i> Turcz.	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0,5	1	0,5	0	1	0,5	0	0,5	0	1	0	0
11	<i>C. silaifolium</i> (Jacq.) Simonk.	1	0	0,5	0	0	0	1	1	0	1	0,5	0,5	0	1	0,5	0	0,5	0	0	0	0
12	<i>Cnidiocharpa altaica</i> M. Pimen.	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0,5	0,5	0	1	0,5	0	0,5	0	0	1	0
13	<i>C. grossheimii</i> (Manden.) M. Pimen.	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0,5	0,5	0	1	0,5	0	0,5	0	1	0	0
14	<i>Conioselinum chinense</i> (L.) Britt., Sterns et Pogg.	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0
15	<i>C. jeholense</i> (Nakai et Kitag.) M. Pimen.	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0,5	0,5	0	1	0,5	0	1	0	1	0	0
16	<i>C. longifolium</i> Turcz.	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0
17	<i>C. schuganicum</i> B. Fedtsch.	1	0	0,5	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0
18	<i>C. tataricum</i> Hoffm.	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0
19	<i>Dimorphosciadium gayoides</i> (Regel et Schmalh.) M. Pimen.	1	0	0,5	0	0	0	1	1	0	0,5	0	0	0	0	0,5	0	1	1	1	0	0
20	<i>Foeniculum vulgare</i> Mill.	0	0	0,5	1	H	0	1	1	0	0	0,5	0,5	0	1	0,5	0	0,5	0	0	0	0
21	<i>Haloscistarium melanotilingia</i> (Boissieu) M. Pimen. et V. Tichomirov	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1
22	<i>Levisticum officinale</i> Koch	1	0	0,5	1	H	0	1	1	0	1	1	0,5	0	1	0,5	0	0,5	0	0	0	0
23	<i>Ligusticum alatum</i> (Bieb.) Spreng.	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0,5	0,5	0,5	0	1	0	0	1	0	1	1	1
24	<i>L. araeifolium</i> Albov	1	0	0,5	0	0	1	1	1	0	0,5	0,5	0,5	0	1	0,5	0	1	0	1	0	0
25	<i>L. mongholicum</i> (Turcz.) Kryl.	1	0	1	0	0	0	0	0,5	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1
26	<i>L. mutellina</i> (L.) Crantz	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0,5	0	1	0,5	0	1	0	1	0	1

№ вида	Вид	Порядковый номер признака																			
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
27	<i>Ligusticum physospermifolium</i> Albov	1	1	0	0	1	1	0,33	0	1	0	0	0	0	0,67	0	1	0,77	1	0,5	0
28	<i>L. scotthicum</i> L.	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0,13	0	1	0
29	<i>Lomatocarpa korovinii</i> M. Pimen.	1	0,5	0	0	1	0	0,33	0	0	0	0	0	0,5	0,33	0	0	0	0,5	1	0
30	<i>L. steineri</i> (Podlech) M. Pimen.	0	0	0	0	0	1	0,33	0	0	0	0	0	0	0,33	0	0	0,17	0,5	1	0
31	<i>Magadania olaensis</i> (Gorovoi et N. S. Pavlova) M. Pimen. et Lavrova	0	0	0	0	1	1	0,67	0	0	0	0	0	0	0,33	0	1	0,60	1	0,5	0,5
32	<i>M. victoris</i> (Schischk.) M. Pimen. et Lavrova	1	0	0	0	0	0,5	0,67	0	0	0	0	0	0	0,33	0	0	0,20	1	0,5	0
33	<i>Meum athamanticum</i> Jacq.	1	0,5	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0,5	1	0	1	0,47	0,5	1	0
34	<i>Paulita alaica</i> (M. Pimen. et Kljuykov) M. Pimen. et Kljuykov	0	0	0	0	1	1	0,33	1	0	0	0	0	0,5	0	0	1	0,34	1	1	0
35	<i>P. alpina</i> (Schischk.) Soják	0	0	0	0	1	1	0,33	0	0	0	0	0	0	0,33	0	1	0,17	0,5	1	0
36	<i>P. ovczinnikovii</i> (Korov.) Soják	0	0	0	0	1	1	0,67	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,60	1	1	0
37	<i>Pachypleurum alpinum</i> Ledeb.	0	0	1	0	1	1	0,33	1	0	0	0	0	1	0,33	0	0	0,33	1	1	0
38	<i>Paralixisticum discolor</i> (Ledeb.) V. Tichomirov	0	0	0	0	1	1	0,33	0	1	0	0	0	0,5	1	0	1	0,77	0,5	1	0,5
39	<i>Podistera macounii</i> (Coul. et Rose) Math. et Const.	1	0	0	0	0	1	0,33	0	0	1	0	0	0	0,33	0	0	0	0	1	0
40	<i>Schulzia crinita</i> (Pall.) Spreng.	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0,60	0	1	0
41	<i>Selinum carvifolia</i> L.	1	0	1	1	1	1	0,33	0	0	1	0	0	0,5	0,33	0	1	0,43	1	0,5	0
42	<i>Seselopsis pusilla</i> M. Pimen. et Lavrova	1	0	0	0	1	1	0,33	0	0	0	0	0	0	0,33	0	1	0,07	0	0	H
43	<i>S. tianschanica</i> Schischk.	0	0	0	0	1	1	0,33	0	1	0	0	0	0,5	0,33	0	1	0,27	0,5	0	H
44	<i>Silaum silaus</i> (L.) Schinz et Thell.	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0,5	0,67	0	1	0,43	0	0	H
45	<i>Sphaenolobium coriaceum</i> (Korov.) M. Pimen.	1	0,5	1	0	1	1	0,67	0	0	0	0	0,5	0,5	0	0	1	0,07	0	1	0,5
46	<i>S. kultiasovii</i> (Korov.) M. Pimen.	1	0,5	1	0	1	1	0,33	0	0	1	0	0	1	0,33	0	1	0,20	0,5	0	H
47	<i>S. tianschanicum</i> (Korov.) M. Pimen.*	1	0,5	1	0	1	1	0,67	0	0	0	0	1	0,5	0	0	1	0,13	0	1	0,5
48	<i>Tamamschjania lazica</i> M. Pimen. et Kljuykov	1	1	0	0	1	1	0,33	0	0	0	0	0	0	0,33	0	1	0,10	0,5	0,5	0
49	<i>Vvedenskia pinnatifolia</i> Korov.	1	1	0	0	1	0,5	0,67	H	H	H	H	H	H	H	0	H	0,07	H	0	H

* И *S. tenuisectum* (Korov.) M. Pimen.

№ вида	Вид	Порядковый номер признака																				
		21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41
27	<i>Ligusticum physospermifolium</i> Albov	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0,5	0,5	0	1	0	0	1	0	0	1	1
28	<i>L. scothicum</i> L.	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1
29	<i>Lomatocarpa korovinii</i> M. Pimen.	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0
30	<i>L. steineri</i> (Podlech) M. Pimen.	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0
31	<i>Magadania olaensis</i> (Gorovoi et N. S. Pavlova) M. Pimen. et Lavrova	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0,5	0	0	0	0
32	<i>M. victoris</i> (Schischk.) M. Pimen. et Lavrova	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0,5	0	0	0	0
33	<i>Meum athamanticum</i> Jacq.	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0,5	0	0	1	0,5	0	1	0	1	0	0
34	<i>Paulita alaiica</i> (M. Pimen. et Kljuykov) M. Pimen. et Kljuykov	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0,5	0,5	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0
35	<i>P. alpina</i> (Schischk.) Soják	1	0	0	0	0	0	1	1	0,33	1	0,5	0,5	0	1	0	0	0,5	0	0	0	0
36	<i>P. ouczinnikovii</i> (Korov.) Soják	1	0	0	0	0	0	1	1	0,33	1	0,5	0,5	0	1	0	0	1	0	0	0	0
37	<i>Pachyleurum alpinum</i> Ledeb.	1	0	1	0	0	0	1	1	0,67	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0
38	<i>Paraligusticum discolor</i> (Ledeb.) V. Tichomirov	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0,5	1	0,5	0	1	0	0	1	0	1	0	0
39	<i>Podistera macounii</i> (Coul. et Rose) Math. et Const.	1	0	1	0	1	0	1	0,5	0	1	1	1	1	1	0,5	0	1	0	0	1	0
40	<i>Schulzia crinita</i> (Pall.) Spreng.	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0,5	0	0	0	0	0,5	0	1	0	1	0	0
41	<i>Selinum carvifolia</i> L.	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0,5	0	1	0	0	0	0
42	<i>Seselopsis pusilla</i> M. Pimen. et Lavrova	1	0	0,5	0	0	0	1	1	0	1	0,5	0,5	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0
43	<i>S. tianschanica</i> Schischk.	1	0	0,5	0	0	0	1	1	0	1	0,5	0,5	0	1	0	0	0,5	0	0	0	0
44	<i>Silaum silaus</i> (L.) Schinz et Thell.	1	0	0	1	H	0	1	1	0	1	0,5	0,5	0	1	0,5	1	0	0	0	0	0
45	<i>Sphaenolobium coriaceum</i> (Korov.) M. Pimen.	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0,5	0,5	0,5	0	1	0	0	0,5	1	1	0	0
46	<i>S. kultiasovii</i> (Korov.) M. Pimen.	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0,5	0	1	0	0
47	<i>S. tianschanicum</i> (Korov.) M. Pimen.*	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0,5	0,5	0,5	0	1	0	0	0,5	1	1	0	0
48	<i>Tamanschjania lazica</i> M. Pimen. et Kljuykov	1	0	0,5	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0,5	0	1	0	1	0	0
49	<i>Vvedenskia pinnatifolia</i> Korov.	0	0	0	0	0	H	H	1	0	1	1	0,5	0	1	1	0	1	0	0	0	0

* И *S. tenuisectum* (Korov.) M. Pimen.



Фенограмма отношений видов подтрибы *Foeniculinae*.

Арабские цифры соответствуют номерам видов, приведенных в таблице; римские цифры (I—XXXIII) обозначают выделяемые в подтрибе роды.

скорее напоминает куст, чем дерево, и термин «дендрограмма» в применении к этой схеме отношений был бы довольно условным. В этом случае порядку ветвления не следует придавать решающего значения, поскольку при минимальном изменении описаний в этой части фенограммы могут быть значительные перестановки узлов при сохранении всех принципиальных особенностей топологии. Вероятно, последовательное применение принципов кладистической систематики, в которой ранг таксона определяется только порядком ветвления кладограммы, в этой ситуации привело бы к крайней неустойчивости номенклатуры; фенетическая классификация оказывается при этом гораздо более стабильной.

Что касается группировки выявленных родов, то в основном она ясна из самой фенограммы (следует только помнить, что в любом узле схема может быть повернута на 180°). Комментарий к группировке родов необходимыми лишь самые краткие. На схеме видно немало хорошо отграниченных родов, часто монотипных, не имеющих в данной совокупности таксонов близкородственных групп:

это *Schulzia* Spreng., *Podistera* S. Wats., *Foeniculum* Mill., *Levisticum* Hill, *Pachypleurum* s. str., особенно *Tamamschjania*, из многовидовых родов — *Conioselinum*, который в традиционном понимании оказался весьма естественным (из него мы выделяем только один вид). С другой стороны, интересно выявленное в этой работе впервые близкое родство родов *Seselopsis* Schischk. и *Paulita* Soják, сходство *Meum athamanticum* и *Cnidium filisectum*, а также рода *Cnidiocarpa* и двух видов рода *Ligusticum*, из которых только один — *L. physospermifolium* — действительно сходен с обоими видами рода *Cnidiocarpa* габитуально. В этой группе таксонов, вероятно, различие числа канальцев в ложбинках мерикарпиев, которому иногда придается значение безусловного родового критерия (Leute, 1969, 1970), не является столь важным признаком. Можно предположить, что это различие возникло сравнительно поздно в эволюции этой группы и коррелирует поэтому лишь с немногими другими отличиями. По крайней мере *Ligusticum arafae* отличается от всей этой группы больше, чем два вида рода *Ligusticum* и виды рода *Cnidiocarpa* между собой. Подтвержден в результате автоматической группировки *Foeniculinae* и статус *Vvedenskia* Kogov. как самостоятельного рода, но в то же время показано, что он несомненно родственен роду *Conioselinum*. Сближаются на нашей схеме, хотя и на более низком уровне, роды *Silaum* Mill. и *Cenolophium* Koch.

Наибольшие изменения таксономии связаны с анализом родов *Pachypleurum*, *Cnidium* и *Ligusticum*.

Роду *Pachypleurum* посвящено несколько работ (Пименов, Сдобнина, 1973; Пименов, 1975а, 1982), причем один из видов был отнесен к роду *Seseli* L., а все остальные, известные к настоящему времени, кроме типового вида *P. alpinum*, были выделены в особые роды *Dimorphosciadium* M. Pimen., *Lomatocarpa* M. Pimen. и *Alposelinum* M. Pimen. В данном исследовании подтверждена самостоятельность *Pachypleurum* и *Dimorphosciadium*, а также особого рода, объединяющего ранее описанные роды *Lomatocarpa* и *Alposelinum*. При описании последних (Пименов, 1982) уже отмечались близость их между собой, а также сходство по многим признакам, кроме карпологических. Ныне в свете полной ревизии группы и анализа большого набора таксономических признаков мы должны признать недостаточность карпологических различий для объединения двух родов и склоняемся к их объединению, к трактовке *Alposelinum* как секции рода *Lomatocarpa*.

Genus *Lomatocarpa* M. Pimen.

Sect. *Lomatocarpa*: *L. korovinii* M. Pimen. (typus generis).

Sect. *Alposelinum* (M. Pimen.) M. Pimen. et Lavrova comb. nov. (Genus *Alposelinum* M. Pimen. 1982, Бюл. МОИП, отд. биол., 87, 1 : 113): *L. albomarginata* (Schrenk) M. Pimen. et Lavrova comb. nov. (*Neogaya simplex* (L.) Meissn. β. *albomarginata* Schrenk, 1842, in Fisch. et C. A. Mey., Enum. Pl. Nov. 2 : 41; *Alposelinum albomarginatum* (Schrenk) M. Pimen.) (typus sectionis), *L. steineri* (Podlech) M. Pimen.

A sectione typica biomorphis (plantae monocarpicae, non polycarpicae), caudicibus brevibus eramosis verticalibus (non rhizomatibus horizontalibus), petiolis fasciculis conductoriiis sclerenchymatibus inanibus, endocarpio unistrato differt.

Другая корректива ранее выполненной ревизии, тоже касающаяся изменения ранга таксона, относится к роду *Sphaenolobium*. В данном исследовании подтверждена его самостоятельность по отношению к роду *Selinum* L., из которого род *Sphaenolobium* был выделен (Пименов, 1975б). При описании нового рода были установлены две секции — типовая и *Platycarpa* M. Pimen., различающиеся главным образом по строению плодов. При полной ревизии группы выяснилось, что отличия секции *Platycarpa* от типовой не меньшие, чем отличия многих родов *Foeniculinae* друг от друга. Следовательно, своеобразный западно-тиньшанский вид *Sphaenolobium kultiassovii* (= *Selinum kultiassovii*) должен быть выделен в особый род, а *Sphaenolobium* принят в более узком объеме. Они различаются не только по карпологическим (ширина комиссуры, степень развития краевых и спинных ребер, особенности строения секреторной системы), но и по некоторым другим признакам (характер долей листа по-

следнего порядка, детали анатомического строения черешка, опушение лучей зонтика, наличие обертки зонтика, опушение лепестков).

Название «*Platycarpus* (-a, -um)» для наименования этого рода использовать нельзя из-за наличия более раннего гомонима *Platycarpum* Humb. et Bonpl. (*Rubiaceae* или, возможно, *Henriqueziaceae*), поэтому для рода предлагается новое название *Karatavia* M. Pimen. et Lavrova, отражающее специфику его географического распространения (хр. Сыр-Дарьинский Каратау и прилегающие части Таласского Алатау).

***Karatavia* M. Pimen. et Lavrova gen. nov.** — Plantae perennes, polycarpicae. Caudex polycephalus, brunneus. Caules 1—8, solidi, glabri, costis tenuibus, in parte superiore ramosi, 15—70 cm alt. Folia bipinnatisecta, petiolata; petiolis 5—25 cm lg., sectione transversali solidis, a latere adaxiali late emarginatis, fasciculis conductoriis periphericis sclerenchymatibus intrinsecus et extrinsecus evolutis; lobis ultimis plus minusve coriaceis, lanceolatis, margine dentatis. Umbellae involucri phyllis nullis, radiis 8—13, scabridis, unaequilongis. Umbellulae involucelli phyllis 3—5, linearibus, brevibus. Dentes calycini triangulati, acuti; petala alba, apice incurva et tunc attenuata, canalibus secretoriis solitariis. Fructus glabri, carpophoris ad basin bipartitis, mericarpis dorso compressis, 0.5—0.8 cm lg, 0.3—0.4 cm lt., ambitu ovoideis, stylopodiis breviconicis, styloidiis dorso reflexis, stylopodiis paulo longioribus, commissuris latis, jugis marginalibus alatis, jugis dorsalibus filiformibus, canalibus secretoriis vallicularibus solitariis, commissuralibus 2, jugalibus extrafascicularibus solitariis. Endospermium ventre planum.

Т у п у с г е н е р и с: *K. kultiassovii* (Korov.) M. Pimen. et Lavrova.

А ф ф и н и т а с. А genere *Selinum* L. caudicibus rhizomatis polycephalis ramosis, caulibus costis (non alatus), petiolis sclerenchymatibus intrinsecus extrinsecusque fasciculorum conductoriorum evolutis, umbellis involucri phyllis nullis, radiis scabridis, dentibus calycinis evolutis, jugis dorsalibus filiformibus, fasciculis conductoriis in basi jugorum sitis, canalibus secretoriis vallicularibus solitariis, canalibus jugalibus extrafascicularibus, commissuris latis, forma loborum foliorum conspicue distat. А genere *Sphaenolobium* forma loborum foliorum, petiolis solidis, petiolis parenchymis centralis non lignosis, sclerenchymatibus intrinsecus extrinsecusque fasciculorum conductoriorum evolutis, umbellis involucri phyllis nullis, radiis scabridis, petalis nudis, commissuris latis, jugis marginalibus alatis, dorsalibus filiformibus, canalibus secretoriis jugalibus solitariis, magnis, supra fasciculos conductorios sitis (in genere *Sphaenolobium* canales jugales duo: unus supra jugus minutus, secundus sub jugo collocati) bene differt.

Монотипный род, единственный вид — *K. kultiassovii*.

***K. kultiassovii* (Korov.) M. Pimen. et Lavrova comb. nov.** — *Selinum kultiassovii* Korov. 1950, Фл. СССР, 16 : 604, 561; Коровин, 1963, Фл. Казахст. 6 : 302. — *Sphaenolobium kultiassovii* (Korov.) M. Pimen. 1975, Novit. Syst. Pl. Vasc. 12 : 245.

Следует отметить, что по строению плодов род *Karatavia* в той же мере можно отнести к трибе *Peucedaneae* Dumort., как и к рассматриваемой подтрибе *Foeniculinae*. В рамках данного исследования этот вопрос не может найти окончательного решения и в настоящее время остается открытым, поскольку разделение сем. *Umbelliferae* на трибы в значительной степени носит формальный характер. Основанием для отнесения таксона к трибе *Peucedaneae* является фактически только плоскоплодность.

Существенные изменения необходимо внести, по нашему мнению, в систематику и номенклатуру видов, относящихся к родам *Cnidium* и *Ligusticum*. Если из последнего в разное время уже был выделен ряд естественных родов (*Mutellina* Wolf, *Hansenia* Turcz., *Halosciasium* Koidz., *Paraligusticum* V. Tichomirov), статус которых подтвержден в нашем исследовании, то аналогичная работа для рода *Cnidium*, видимо, только начинается. В последние годы мы выделили роды *Cnidiocarpa* M. Pimen. (Пименов, 1983) и *Magadania* M. Pimen. et Lavrova (Пименов, Лаврова, 1985), последний в составе двух видов, из которых один описан в роде *Cnidium*, а другой — в роде *Conioselinum*. Дальнейшая ревизия рода *Cnidium*, как это следует из фенограммы (см. рисунок), по-

казывает, что только *C. davuricum* и *C. cnidiifolium* настолько близки к *C. monnieri*, что можно отнести их к одному естественному роду (*Cnidium* s. str.). Подтверждая самостоятельность родов *Lithosciadium* Turcz. и *Tilingia* Regel. (в более узком смысле, чем в работах Kitagawa, 1960; Leute, 1970; Gorovoi, 1978), мы относим *Cnidium jeholense* к роду *Conioselinum* (Пименов, 1985), тогда как *Cnidium filisectum* выделяем в особый род *Rupiphila* M. Pimen. et Lavrova, а близкие между собой *Cnidium dubium* и *C. salinum* — в новый род *Kadenia* Lavrova et V. Tichomirov (Пименов и др., 1986).

При анализе распределения по фенограмме видов *Ligusticum* s. l. вновь выясняется изолированное положение *L. scoticum* L., включая *L. hultenii* Fern. (Тихомиров, 1973), образующих род *Ligusticum* s. str.² Наряду с *Paraligusticum*, *Mutellina* и *Hansenia* подлежат выделению некоторые таксоны, не менее, а часто и более отличающиеся по совокупности признаков от типового вида рода *Ligusticum*.

В заключение надо подчеркнуть, что для анализа взаимоотношений в рамках столь сложного таксона, как подтриба *Foeniculinae*, методы автоматической группировки не только полезны, но и необходимы. Эти методы, в первую очередь наиболее распространенный среди них — кластер-анализ, позволяют привлечь для выяснения таксономических связей сколь угодно большое число признаков. Полученные группировки становятся при этом более естественными, если понимать под естественностью сходство по максимуму переменных (признаков). Такие группировки в то же время имеют и наибольшую прогностическую ценность в отношении иных, первоначально не включенных в исследование признаков. Некоторые полагают, что эта система обработки данных носит весьма жесткий и формальный характер, но это не так. В условиях растущей доступности и быстродействия ЭВМ (данная работа выполнена на ЭВМ ЕС-1022) использование для таксономических целей компьютера приобретает весьма гибкий характер, так как на промежуточных этапах выявляются неточности и пробелы описаний, вносятся коррективы, добавляются и исключаются некоторые признаки, а само построение фенограммы становится итерационной процедурой, реализуемой в режиме, близком к диалоговому. При этом внимание исследователя-ботаника неизбежно сосредоточивается на признаках, т. е. на изучении самих растений, достигается подлинная сопоставимость описаний, облегчается составление диагнозов, создаются предпосылки для рационального составления ключей и т. д. Со всех этих точек зрения, зонтичные представляют собой оптимальный объект для нумерической таксономии, в систематике которого методы автоматической группировки становятся по мере расширения числа объектов и признаков все более желательными, а компьютерное время тратится на решение подлинно сложных задач систематики.

ЛИТЕРАТУРА

- Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — Лаврова Т. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. Анатомия черешка как источник таксономической информации в группе *Ligusticeae* (*Umbelliferae*—*Apiodeae*). — Бюл. МОИП, отд. биол., 1982, т. 87, вып. 1, с. 99—110. — Лаврова Т. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. Описание и анализ строения плодов зонтичных трибы *Ligusticeae*. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1983, т. 88, вып. 2, с. 107—122. — Малиновский К. А. *Meum athamanticum* Jacq. — новый для флоры РСФСР вид. — Укр. бот. журн., 1984, т. 41, № 2, с. 81—83. — Пименов М. Г. Ревизия рода *Pachypleurum* Ledeb. и описание нового рода *Dimorphosciadium* (*Umbelliferae*—*Apiodeae*) из Средней Азии. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1975а, т. 80, вып. 3, с. 76—84. — Пименов М. Г. *Sphaenolobium* M. Pimen. — новый род зонтичных из Средней Азии. — В кн.: Нов. сист. высш. раст., т. 12, с. 238—245. — Пименов М. Г. Два новых рода *Umbelliferae* из группы *Ligusticeae*. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1982, т. 87, вып. 1, с. 111—117. — Пименов М. Г. *Cnidiocarpa* — новый род семейства *Umbelliferae*. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 1, с. 86—89. — Пименов М. Г. *Conioselinum jeholense* (Nakai et Kita-

² J. Holub (1984), также признавая эту группу таксономически изолированной, в то же время предлагает называть род не *Ligusticum*, а *Haloscias* Fries. Мы считаем, что это предложение может внести лишь путаницу в номенклатуру *Foeniculinae*, тем более что нет серьезных оснований для пересмотра типификации рода *Ligusticum* (Britton, Brown, 1913; Hitchcock, Green, 1929; Leute, 1970; «Index Nominum Genericorum», 1979), от которой зависит принятие того или иного родового названия для *L. scoticum*.

gawa) M. Pimen. — новый для флоры СССР вид семейства *Umbelliferae*. — Вестн. МГУ, сер. 16, Биология, 1985, № 3, с. 68—71. — Пименов М. Г., Ключков Е. В., Лаврова Т. В. Два новых вида *Umbelliferae—Ligusticeae* с Алайского хребта. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1562—1566. — Пименов М. Г., Лаврова Т. В. *Magadania* — новый род семейства *Umbelliferae*, эндемичный для северо-восточной Азии. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 4, с. 528—532. — Пименов М. Г., Сдобнина Л. И. О систематическом положении *Pachypleurum micronatum* (Schrenk) Schischk. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1973, т. 78, вып. 4, с. 132—140. — Пименов М. Г., Тихомиров В. Н., Лаврова Т. В. Ревизия рода *Cnidium* Cuss. ex Jussieu (*Umbelliferae—Apiodeae*). — Бюл. МОИП, отд. биол., 1986, т. 91, вып. 2, с. 90—99. — Тихомиров В. Н. *Paraligusticum* V. Tichom. gen. nov. — новый род из семейства *Umbelliferae*. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1973, т. 78, вып. 1, с. 100—108. — Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — Шишкин Б. К. *Umbelliferae*. — В кн.: Флора СССР. Т. 16. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 36—584. — Шишкин Б. К. Сем. зонтичные — *Umbelliferae*. — В кн.: Флора СССР. Т. 17. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951, с. 1—314. — Britton N., Brown A. An illustrated flora of the North United States, Canada and British possessions. 2nd ed. N. Y.: Charles Scribner's Sons, 1913. 2052 p. — Gorovoi P. G. The genus *Tilingia* Regel. — *Ombellifères. Contrib. pluridiscip. syst. Actes 2^e Symp. Int., Perpignan*, 1978, p. 653—661. — Hitchcock A. S., Green M. L. Standard — species of Linnean genera of Phanerogamae. Int. Bot. Congr. Cambridge. Nomenclature proposal of British botanists. London, 1929, p. 110—199. — Holub J. Some new nomenclatural combinations. I. — *Folia Geobot. Phytotax.* (Praha), 1984, vol. 19, p. 243—245. — Kitagawa M. Synoptical review of *Umbelliferae* from Japan, Korea and Manchuria. — *Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo)*, 1960, vol. 5, N 1, p. 1—35. — Leute G.-H. Untersuchungen über den Verwandtschaftskreis der Gattung *Ligusticum* L. (*Umbelliferae*). 1 Teil. — *An. Naturhist. Mus. Wien*, 1969, Bd 73, S. 55—98. — Leute G.-H. Untersuchungen über den Verwandtschaftskreis der Gattung *Ligusticum* L. (*Umbelliferae*). 2 Teil. — *An. Naturhist. Mus. Wien*, 1970, Bd 74, S. 495—511. — Turczaninow N. Flora baikalensi-dahurica seu descriptio plantarum in regionibus cis- et transbaicalensibus atque in Dahuria sponte nascentium. — *Bul. Soc. Nat. Moscou*, 1844, t. 17, N 4, p. 707—754.

Московский государственный университет.

Получено 20 XI 1985.

S U M M A R Y

The revision of the taxonomic relations of the species of the subtribe *Foeniculinae* (*Umbelliferae*) of the flora of the USSR have been carried out. The species were described using 41 anatomical and morphological characteristics, the species grouping was established with the help of hierarchical cluster-analysis (UPGMA method). The analysis revealed artificiality in the taxonomic relations within many *Foeniculinae* genera which required their revision. A new genus *Karatavia* was described, the genus *Alposelinum* was transferred to *Lomatocarpa* as a separate section.

УДК 581.9(477.75)

Л. П. Вакаренко, Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дидук

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПРЕДГОРНОГО КРЫМА И ЕГО БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ

L. P. VAKARENKO, Yu. R. SHELYAG-SOSONKO, Ya. P. DIDUKH.
THE CRIMEA FOOTHILL VEGETATION AND ITS BOTANICO-GEOGRAPHICAL ZONATION

Дана характеристика растительности Предгорного Крыма, являющегося своеобразным переходным регионом между Степным и собственно Горным Крымом. Выявлены особенности растительности предгорий, представленной лесным и степным типами, и установлено, что степи предгорной лесостепи Крыма относятся к настоящим типчаково-ковыльным степям, обогащенным субсредиземноморским ксерофитным разнотравьем. Показаны региональные закономерности распределения растительности предгорий в зависимости от климатических и геоморфологических факторов, ее изменения под влиянием антропогенных факторов. Выделены 4 геоботанических района, дана их детальная характеристика. На основании полученных данных уточнены границы Крымского Предгорного лесостепного округа Горнокрымской подпровинции Средиземноморской лесной области.

Предгорный Крым — это в основном северная гряда Крымских гор, которая протянулась дугой с запада на восток от устья р. Бельбек через г. Симферополь и г. Белогорск; далее она отступает несколько севернее из-за вклинивания горных хребтов второй гряды (Куболач и Агармыш) и постепенно сливается с равниной. К предгорьям относятся также и самые низкие отроги Главной гряды в районе г. Феодосии и пос. Планерское. Северный макросклон куэсты пологий и длинный, а южный — короткий и крутой. Долинами рек Бельбек, Качи, Альмы, Салгир, Зуи и других предгорная гряда расчленена на отдельные поднятия, строение которых усложнено многочисленными оползнями и оврагами. Сложена гряда мергелями, глинами и известняками эоцена и плиоцена, на которых развиваются дерновые, черноземные и коричневые карбонатные и бескарбонатные почвы различной степени мощности.

Предгорный Крым представляет собой своеобразный переходный регион (экотон) между Степным и Горным Крымом, что накладывает отпечаток на структуру его растительного покрова.

К настоящему времени растительность предгорий изучена намного меньше, чем Главной гряды и Южного берега. Это объясняется в какой-то мере тем, что внимание исследователей в первую очередь привлекала хорошо сохранившаяся специфическая растительность Горного Крыма.

В целом растительному миру предгорий Крыма посвящено довольно большое число работ, однако одни из них уже устарели и не отражают современного состояния растительности (Яната и др., 1916; Цырина, 1926, и др.), другие касаются некоторых отдельных вопросов (Хорват, 1948; Ларина, Рубцов, 1972, 1975; Голубев, Кобечинская, 1975; Голубев, Кобечинська, 1976; Кобечинская, Голубев, 1977; Голубев, 1978, и др.). Разрозненные сведения об отдельных типах растительности предгорий имеются в сводных работах по растительности Крыма и Украины (Лавренко, 1980; Осычнюк, 1982, и др.).

Мы с 1979 по 1984 г. проводили детальные геоботанические исследования растительного покрова предгорий Крыма. Были получены данные, позволяющие выявить специфику растительности этого региона, обусловленную климатическими и геоморфологическими особенностями района исследований, а также многовековой хозяйственной деятельностью.

В настоящее время естественная растительность предгорий занимает около 25 % территории и представлена пушистодубовыми лесами (7 %), степями и производными шибляковыми и томилярными группировками (18 %). Наиболее хорошо растительность сохранилась в западной части предгорий, где в настоящее время находятся довольно крупные массивы пушистодубовых лесов. Леса приурочены обычно к наиболее возвышенным участкам куэстовых гряд с достаточно развитыми коричневыми почвами и обычно занимают некрутые склоны северной, западной и восточной экспозиций. На южных и юго-западных склонах чаще встречаются шибляковые и степные сообщества. Наибольшие массивы степей находятся в центральной части предгорий, к востоку от г. Симферополя. Они занимают выровненные вершины куэстовых гряд и пологие склоны различных экспозиций с черноземными и дерново-карбонатными почвами разной степени мощности. Большой интерес представляют петрофитные степи, приуроченные к выходам известняков и мергелей. Они распространены преимущественно к востоку от г. Белогорска. Хотя в целом они занимают небольшую территорию (около 3 %), но растительный мир их очень своеобразен и интересен.

Согласно геоботаническому районированию Украинской ССР («Геоботаничне районування Української РСР», 1977), предгорья Крыма относятся к Лесостепному округу Горнокрымской подпровинции Средиземноморской лесной области и на севере граничат с Евразийской степной областью, являясь экотонем между этими областями. Своеобразие растительности предгорий было отмечено еще Ф. Кеппеном (1885), который указывал на лесостепной облик предгорий. В. И. Талиев (1900) объединял в одну флористическую область предгорья и восточную часть Южного берега Крыма, характеризуя ее как область азиатского влияния. Лесостепной характер растительности предгорий подчеркивается и в более поздних работах (Шалыт, Козлов, 1939; Поплавская, 1948; Рубцов, 1965; Рубцов и др., 1966). Однако специфика растительности Крымской предгорной лесостепи, генетически и географически отличающейся от лесостепи равнинной части УССР, до настоящего времени выявлена не была.

Особый интерес представляет вопрос о характере степей предгорий Крыма. В литературе утвердилось мнение о том, что в предгорьях преобладают луговые степи (Голубев, Кобечинская, 1975; Голубев, Кобечинская, 1976; Кобечинская, Голубев, 1977; Лавренко, 1980; Осычнюк, 1982) и только на северном склоне внешней куэсты (Лавренко, 1956) встречаются отдельные изолированные участки причерноморских (понтических) разнотравно-типчаково-ковыльных степей. Однако, по нашим данным, именно настоящие типчаково-ковыльные степи повсеместно распространены в предгорьях, а луговые степи — крайне редки здесь и встречаются фрагментарно по наиболее мезофитным участкам северных склонов.

Е. М. Лавренко (1940, 1956, 1980), А. М. Семенова-Тян-Шанская (1966) и другие авторы выделили ряд параметров, по которым настоящие степи отличаются от луговых. В частности, они показали, что в разных типах степей преобладают различные эколого-фитоценоотические группы растений. Луговые степи характеризуются господством травянистых многолетников (мезофитов, ксеромезофитов с примесью мезоксерофитов), объединяемых в группу луговых и лугово-степных видов. В разнотравно-типчаково-ковыльных (настоящих) степях доминируют степные виды (ксерофиты, мезоксерофиты с небольшой примесью ксеромезофитов). Для решения вопроса о принадлежности предгорных степей к луговым или настоящим степям мы провели эколого-фитоценоотический анализ флористического состава степей предгорий Крыма. Было выделено 5 фитоценоотических групп, отражающих основные условия мест произрастания: 1) растения луговые или опушечные, 2) лугово-степные, 3) степные, 4) средиземноморские ксерофиты и ксеропетрофиты (растения каменистых осыпей и обнажений), 5) сорные.

1-ая группа (9.8 % видов): мезофиты и ксеромезофиты — *Dactylis glomerata* L., *Helianthemum orientale* (Grosser) Juz. et Pozd., *Achillea millefolium* L., *Carex michelii* Host, *C. tomentosa* L. и др. 2-я группа (11.2 %): ксеромезофиты — *Fragaria viridis* Duch., *Filipendula vulgaris* Moench., *Salvia pratensis* L., *Thalictrium minus* L., *Phleum phleoides* (L.) Karst. и др. 3-я группа (28.3 %): ксеро-

фиты и мезоксерофиты — *Stipa pontica* P. Smirn., *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *S. capillata* L., *Festuca rupicola* Heuff., *Salvia nutans* L. и др. Самой большой оказалась 4-я группа (43.9 %), куда вошли средиземноморские ксерофиты и ксеропетрофиты — *Thymus callieri* Borb. ex Velen., *Bombycilaena erecta* (L.) Smoljan., *Convolvulus tauricus* (Bornm.) Juz., *C. lineatus* L., *Paronychia cephalotes* (Bieb.) Bess., *Helianthemum stevenii* Rupr. ex Juz. et Pozd. и др. Незначительную 5-ю группу (6.8 %) составили сорные виды. Полученные данные показывают, что в степях предгорий Крыма преобладают ксеропетрофиты, ксерофиты и мезоксерофиты.

При сравнении фитоценотического состава степей Предгорного Крыма с настоящими степями Правобережной злаковой степи (Крицька, 1985), луговыми степями Подолли (Куковица, 1984) и Центральнo-Черноземного заповедника (Семенова-Тян-Шанская, Никольская, 1960) (см. таблицу) видно, что по соотношению основных фитоценотических групп степи предгорий Крыма резко отличаются от луговых степей лесостепной зоны. Кроме того, в травостое предгорных степей значительное участие принимают эфемероиды (*Muscari neglectum* Guss., *Poa bulbosa* L., *Tulipa schrenkii* Regel, *Leopoldia comosa* (L.) Parl. и др.), эфемеры (*Aegilops triuncialis* L., *A. biuncialis* Vis., *Helianthemum salicifolium* (L.) Mill. и др.), а также ксерофильные полукустарнички и кустарнички, относящиеся к родам *Thymus* L., *Teucrium* L., *Astragalus* L., *Helianthemum* Mill.

Эколого-фитоценологическая структура флоры настоящих и луговых степей

Эколого-фитоцено- тические группы видов	Предгорный Крым (данные авторов статьи)	Правобережная злаковая степь (Крицька, 1985)	Западная Подоллия (Куковица, 1984)	Казацкая степь	Стрелецкая степь
				(Семенова-Тян-Шанская, Никольская, 1960)	
Луговые, лугово-лес- ные, опушечные	9.8	15.8	42.7	42.4	46.0
Лугово-степные	11.2	8.0	50.2	31.9	27.0
Степные	28.3	28.0	4.7	24.2	22.5
Ксеропетрофиты и пет- рофиты	43.9	25.4	—	—	—
Сорные	6.8	16.2	2.4	1.5	4.4
Псаммофиты и др.	—	6.9	—	—	—

Примечание. Число видов дано в процентах.

Таким образом, согласно определению, данному Е. М. Лавренко (1940) настоящим степям, эдификаторами которых являются настоящие ксерофиты, преимущественно дерновинные злаки (*Stipa pontica*, *S. lessingiana*, *S. capillata*, *Festuca rupicola*) с незначительной примесью мезофильных растений, степи Предгорного Крыма следует отнести к настоящим разнотравно-типчаково-ковыльным. Особенностью этих степей, отличающей их от равнинных степей Евразийской степной области, является то, что разнотравье в основном образовано ксеропетрофитными средиземноморскими видами. Такая специфика видового состава степей Предгорного Крыма объясняется географическим положением территории, близостью Средиземноморского региона и своеобразием физико-географических условий. Она отражает переходный характер степей Предгорного Крыма от настоящих разнотравно-типчаково-ковыльных к средиземноморским: это положение подтверждается сравнительным анализом синтаксонов флористической классификации степей и томиляров Горного Крыма (Дидух, 1983; Дідух, Вакаренко, 1984), который показал отличие степей предгорий от степей других районов Горного Крыма.

Большая нарушенность естественного растительного покрова предгорий Крыма создает определенные трудности при его изучении. Небольшие участки естественной растительности довольно равномерно встречаются по всей территории предгорий и окружены сельскохозяйственными угодьями. Изучение



Карта-схема ботанико-географического районирования Крымского Предгорного лесостепного округа.

a — граница областей, *b* — граница округов, *v* — границы районов. I — Евразийская степная область, II — Средиземноморская лесная область, 1A—1Г — Крымский Предгорный лесостепной округ: 1A — Западный район, 1Б — Центральный район, 1В — Белогорский район, 1Г — Восточный район; 2 — Крымский горно-лесной округ.

этих участков позволяет воссоздать картину регионального распределения растительности и дать геоботаническое расчленение территории предгорий.

Мы выделили 4 геоботанических района предгорного округа (рис. 1), в то время как ранее выделяли 2 района — западный и восточный (Рубцов, 1965; Ларина, Рубцов, 1975) или Севастопольско-Симферопольский и Белогорский (Шеляг-Сосонко и др., 1977). Основными факторами, влияющими на распределение растительности предгорий Крыма, являются климатические, в частности годовой ход температур, количество выпадаемых осадков, их соотношение в разные времена года и испаряемость.

Большое значение имеют также геоморфология района и хозяйственная деятельность, интенсивность которой в разных районах неодинакова. В частности, современное безлесие предгорий в большой мере — результат воздействия человека. Однако и в прошлом, возможно, наряду с большими массивами лесов существовали и степные участки.

1. Западный район. Он расположен между устьем р. Бельбек и водоразделом Альмы и Салгира, до р. Западный Булганак. Район отличается от остальной территории предгорий наиболее мягким климатом, близким к средиземноморскому. Это объясняется близостью Черного моря и свободным проникновением в глубь территории, по долинам рек, открытым к морю, влажного и теплого морского воздуха. Другие районы предгорий закрыты от моря Главной и Внутренней грядами. Среднегодовая температура района выше 10°C ($10.3\text{--}12^{\circ}$). Средние температуры самого холодного месяца положительные ($2.1\text{--}0.1^{\circ}$). За год выпадает около 550 мм осадков, максимум которых приходится на осенне-зимний период. Почвы коричневые, граница их сплошного распространения проходит по водоразделу Альмы и Салгира, совпадая с границей района. Реже встречаются дерново-карбонатные, предгорные черноземные и серые черноземовидные почвы (Кочкин, 1967). Ландшафтно-типологическую структуру района составляют куэстово-фриганно-шибляковский, холмисто-балочный, куэстовый лесной и некоторые другие типы местности (Терехова, 1968).

В этом районе расположен самый большой в предгорьях массив пушисто-дубовых лесов, особенностью которых является заметное участие в древостое (в верхней части склонов и на вершине куэсты) *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. и гибридных форм *Q. petraea* $\times$ *Q. pubescens* Willd. Наиболее хорошо сохранившимися ассоциациями пушистодубовых лесов западного района являются *Querceto* (*petraeae*) — *Quercetum* (*pubescentis*) *physospermum*, *Quercetum* (*pubescentis*) *physospermum* с кустарниковым ярусом из *Cornus mas* L. или без него, а также *Quercetum* (*pubescentis*) *lithospermum* (*purpureo-caerulei*), *Quercetum* (*pubescentis*) *brachypodiosum* (*rupestris*). Сообщества двух первых ассоциаций обычно встречаются в верхней части пологих, хорошо дрейи-

рованных склонов северной и северо-восточной экспозиций и на вершине гряды. Сообщества двух последних ассоциаций предпочитают более сухие южные и юго-западные склоны.

Древостой ассоциации *Quercetum (pubescentis) physospermosum* имеет сомкнутость крон 0.8—0.9, проективное покрытие травостоя обычно не превышает 30—40 %. Его образуют, кроме доминанта *Physospermum cornubiense* (L.) DC. (20 %), обычные субсредиземноморские виды пушистодубовых лесов (*Lithospermum purpureo-caeruleum* L., *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Dictamnus gymnostylis* Stev., *Carex michelii*, *Paeonia daurica* Andr., *Viola alba* Bess. и др.) с небольшой примесью неморальных видов (*Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Mercurialis perennis* L., *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch, *Poa nemoralis* L. и др.), часто встречается лиана *Hedera taurica* Carriere.

Сомкнутость древостоя более светолюбивой ассоциации *Quercetum lithospermosum* не превышает 0.7 и проективное покрытие травостоя — 50 %. В его состав, кроме доминанта *Lithospermum purpureo-caeruleum* (10—15 %), единично входят те же виды, что и в предыдущей ассоциации, но с преобладанием более светолюбивых (*Carex cuspidata* Host, *C. tomentosa* L., *Clinopodium vulgare* L., *Dactylis glomerata*, *Asparagus verticillatus* L.). Значительное участие в древостое пушистодубовых лесов часто принимает *Carpinus orientalis* Mill., образующий местами на периферии лесных участков труднопроходимые заросли, что свидетельствует о высокой ценотической активности этого вида в западном районе, которая заметно снижается при продвижении на северо-восток. В районе г. Симферополя *C. orientalis* практически исчезает, появляясь вновь в восточной части предгорий.

Флористический состав пушистодубовых лесов предгорий Крыма довольно однороден. Однако в западном районе произрастает ряд видов, которые нигде больше в предгорьях не встречаются. Это южнобережные виды: *Pistacia mutica* Fisch. et Mey., *Colutea cilicica* Boiss. et Bal., входящие в состав пушистодубовых лесов, *Psoralea bituminosa* L., *Achnatherum bromoides* (L.) Beauv., отмеченные нами в редколесье в окрестностях с. Красноезоре Бахчисарайского р-на, а также виды, обычные для Внутренней и Главной гряд, — *Viburnum lantana* L., *Berberis vulgaris* L., *Hedera taurica*, *Tamus communis* L., *Himanthoglossum caprinum* (Bieb.) C. Koch, *Limodorum abortivum* (L.) Sw., *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. и др. Особенностью западного предгорного района являются также шибляковые сообщества из *Pistacia mutica* и *Paliurus spina-cristi* Mill., произрастающие в окрестностях с. Красноезоре и с. Фурмановка Бахчисарайского р-на. Они занимают крутые (до 20°) склоны южной и юго-западной экспозиций. В их составе выделяются две группы видов — одна формируется из видов средиземноморского шибляка (*Jasminum fruticans* L., *Elytrigia maeotica* (Prokud.) Prokud., *Asparagus verticillatus*, *Lithospermum purpureo-caeruleum*, *Melica monticola* Prokud. и др.), а вторая — из степных видов (*Festuca rupicola*, *Thymus callieri*, *Convolvulus cantabrica*, *Teucrium polium* L., *Eryngium campestre* L., *Bromopsis cappadocica* (Boiss. et Bal.) Holub, *Agropyron ponticum* Nevski, *Stipa capillata*, *Filipendula vulgaris* и др.). В отличие от пушистодубовых лесов, где зависимость видов друг от друга, и в первую очередь от доминантов (*Quercus pubescens*, *Carpinus orientalis*), четко выражена, в шибляковых сообществах светолюбивые *Pistacia mutica* и *Paliurus spina-christi* растут единично или небольшими куртинами, избегая контакта друг с другом. Сомкнутость шибляковых сообществ невелика (0.3—0.4), и характерных только для них видов нет.

В предгорьях Крыма сообщества из *Paliurus spina-christi* и *Pistacia mutica* находятся на такой стадии деградации, что естественное возобновление их практически невозможно. Под влиянием усиливающегося антропогенного воздействия (в частности выпаса) происходит смена этих сообществ степными группировками, а при отсутствии выпаса наблюдаются процессы внедрения более активных в этом районе предгорий *Carpinus orientalis* и *Quercus pubescens* и постепенное вытеснение более светолюбивых сообществ менее светолюбивыми грабниковыми и пушистодубовыми.

Значительных массивов степей в западном районе нет. Небольшие степные участки представлены длительно- и короткопроизводными дигрессивными группировками формаций *Stipeta ponticae*, *Stipeta ucrainicae*, *Stipeta capillatae*,

Festuceta rupicolae, сформировавшимися в условиях выпаса на послелесных участках. Наиболее обычной является ассоциация *Festuceto-Stipetum* (*capillatae*) *thymosum* (*dzevanovskii*), занимающая склоны различных экспозиций со слаборазвитыми, каменистыми дерново-карбонатными или черноземными почвами. Проективное покрытие травостоя колеблется от 60 до 80 % (I ярус — 20, II — 30—40, III — 10—20), в нем преобладают *Festuca rupicola* (30 %), *Stipa capillata* (20 %), *Thymus dzevanovskii* Klok. et Shost. (15 %), *Bromopsis cappadocica*, *Teucrium chamaedrys* L. (оба от 5 до 10 %), многие виды (*Plantago lanceolata* L., *Euphorbia myrsinites* L., *Linum austriacum* L., *L. tenuifolium* L., *Galium humifusum* Bieb., *Stachys germanica* L., *Euphorbia agraria* Bieb., *Jurinea sordida* Stev., *Paronychia cephalotes* (Bieb.) Bess. и др.) встречаются единично. Из флористических особенностей степей этого района можно отметить наличие здесь средиземноморского однолетника *Garidella nigellastrum* L., интересного тем, что, кроме данного района, он встречается лишь в восточной части предгорий в окрестностях пос. Планерское, и *Medicago saxatilis* Bieb. — эндемика Крыма, произрастающего только в его западной части.

2. Ц е н т р а л ь н ы й р а й о н. Расположен между реками Западный Булганак и Бештерек, он самый небольшой по площади район и по всем показателям являющийся переходным между Западным и Белогорским районами предгорий. Среднегодовая температура здесь ниже 10° (9.5—9.8°), вблизи г. Симферополя имеет место переход средних зимних температур от положительных к отрицательным. Средняя температура января — 0.7°, средняя температура июля 20—21°. Количество осадков — 300—350 мм, максимум их приходится на осенне-зимний период. Испаряемость летом превышает выпадаемое количество осадков, и ежегодно наблюдается засушливый период (1—3 месяца — Кочкин, 1967). Здесь проходит граница в предгорьях между субсредиземноморским и степным климатом. В почвенном покрове преобладают бурые и серые лесостепные (остепненные) и предгорные черноземные почвы (Кочкин, 1967). Коричневых почв в этом районе нет. Ландшафтно-типологическую структуру района составляют куэстово-степной, куэстово-лесостепной и долинно-террасовый типы местности (Терехова, 1968).

В центральном районе пушистодубовые леса представлены порослевыми, разреженными группировками *Quercus pubescens*, так называемыми дубками. Они сформировались в результате бессистемных рубок и выпаса скота (особенно коз). Наиболее распространенной является ассоциация *Quercetum* (*pubescentis*) *lithospermum*, представленная разреженным (0.3—0.4) древостоем низкорослого *Quercus pubescens*. Проективное покрытие травостоя — 40—50 %, и его слагают светолюбивые субсредиземноморские виды пушистодубовых лесов (*Lithospermum purpureo-caeruleum* (10—15 %), *Carex tomentosa* (5 %), *C. michelii*, *C. cuspidata*, *Brachypodium rupestre*, *Dictamnus gymnostylis* Stev. и др.) с примесью широкоареальных светолюбивых видов (*Dactylis glomerata*, *Teucrium chamaedrys*, *Clinopodium vulgare* L.). Дигрессия этих сообществ настолько велика, что самостоятельное возобновление лесов здесь невозможно или крайне затруднено. Характерной чертой «дубков» является куртинное сложение древостоя, когда при общей незначительной сомкнутости лесных сообществ (0.3—0.4) в пределах куртины сомкнутость достигает 0.8—0.9. Лесные травянистые виды произрастают обычно в пределах такой куртины, в подкроновом пространстве, а в случае отдельно растущих деревьев — в пределах влияния фитогенного поля *Quercus pubescens*.

В центральном районе находится самый большой в предгорьях массив ковыльных степей (Вакаренко, Дідух, 1985). Степи представлены длительно-и короткопроизводными сообществами формаций *Stipeta ponticae*, *Stipeta lessingianae*, *Festuceto-Stipeta* (*ponticae*), *Festuceta rupicolae* и др. Они образуют отдельные массивы или чередуются с дубками и зарослями кустарников: *Crataegus orientalis* Pall. ex Bieb., *C. monogyna* Jacq., *C. atrofusca* Stev. ex Fisch. et Mey., *Rosa canina*, *R. corymbifera* Borkh. и др. На пологих склонах и плакорных участках с развитыми черноземными почвами формируются сообщества ассоциаций *Stipetum* (*ponticae*) *festucosum* (*rupicolae*). Травостой их имеет проективное покрытие 90—100 %, *Stipa pontica* — 40—50 %, *Festuca rupicola* — 30—40 %; с покрытием от 1 до 10 % произрастают *Teucrium chamaed-*

rys, *Salvia nutans* L., *Thymus callieri* Born. ex Velen., *Stipa lessingiana*. У остальных видов покрытие меньше 1 % (*Medicago falcata* L., *Falcaria vulgaris* Bernh., *Scabiosa argentea* L., *Euphorbia stepposa* Zoz, *Nonea rossica* Stev., *Polygala major* Jacq., *Poa sterilis* Bieb., *Bellevallia sarmatica* (Georgi) Woronow, *Leopoldia comosa*, *Onosma polyphylla* Ledeb.).

3. Белогорский район. Расположен между селами Донским и Муромским. Климат района континентальный, приближается к климату центральной части Степного Крыма. Среднегодовая температура 9.9°, средняя температура января —2.1, июля 21.0°. Осадков выпадает около 400 мм, в летний период — в виде ливневых дождей, которые вызывают плоскостной смыв почвы. Испаряемость в это время более чем в 2 раза превышает среднюю сумму осадков; наблюдается ежегодный период засухи, продолжающийся несколько месяцев (Кочкин, 1967). В почвенном покрове преобладают дерново-карбонатные и черноземные карбонатные почвы. Основным типом местности является куэстово-степной, холмисто-балочный (Терехова, 1968).

Небольшой массив пушистодубового леса сохранился к северу от дороги Симферополь—Белогорск, в 5 км к западу от г. Белогорска. Его образуют типичные ассоциации пушистодубовых лесов *Quercetum (pubescentis) cornosolithospermum*, *Quercetum cornoso-brachypodiosum*, *Quercetum physospermum*. На остальной территории района леса полностью уничтожены и их место заняли степи и заросли кустарников; в поймах рек встречаются *Swida australis* (C. A. Mey.) Pojark. ex Grossh., *Rhamnus cathartica* L.; виды родов *Crataegus* L., *Rosa* L., на известняковых обнажениях — *Celtis glabrata* Stev. ex Planch., *Padellus mahaleb* (L.) Vass., *Clematis vitalba* L.

В этом районе, как и в предыдущем, распространены степные ценозы формаций *Stipeta ponticae*, *Stipeta lessingiana*, *Festuceta rupicolae*. Особенностью Белогорского района являются петрофитные группировки с доминированием *Satureja taurica* Velen. и *Medicago rupestris* Bieb. Они узкой полосой тянутся над обрывами южного макросклона гряды и вдоль рек. *Satureja taurica* является крымским, а *Medicago rupestris* — крымско-кавказским эндемиками и характерны только для этого района предгорий.

Проективное покрытие травостоя в петрофитных группировках не превышает 50 %. Кроме указанных доминантов, имеющих покрытие от 15 до 30 %, здесь единично произрастают *Minuartia adenotricha* Schischk., *Euphorbia petrophila* C. A. Mey., *Convolvulus taurica*, *Asperula supina* Bieb., *Cruciata taurica* (Pall. ex Willd.) Soó, *Carex caryophyllea* Latourr., *Genista albida* Willd., *Melica transsilvanica* Schur, *Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr., *Helianthemum stevenii* и другие петрофиты и ксеропетрофиты.

Значительный интерес представляют степи формации *Asphodelineta tauricae*, занимающие платообразную вершину горы Ак-Кая в окрестностях г. Белогорска. Наиболее распространенной является ассоциация *Asphodelinetum teucriosum (chamaedris)* с проективным покрытием травостоя 60 %. *Asphodeline taurica* имеет проективное покрытие 30 %, *Teucrium chamaedrys* — 20, *Thymus callieri* — 15, у остальных видов покрытие меньше 1 % (*Helianthemum stevenii*, *Stipa lessingiana*, *S. capillata*, *Plantago lanceolata* L., *Paronychia cephalotes*, *Eryngium campestre* L., *Festuca rupicola*, *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy, *Carex caryophyllea*, *Dianthus pseudarmeria* Bieb.). Для степей Белогорского района характерно ядро петрофитных видов, обычных для Горного Крыма, но отсутствующих в других районах предгорий. Это *Ephedra distachya* L., *Teucrium jailae* Juz., *Onobrychis pallasii* (Willd.) Bieb., *Gypsophila glomerata* Pall. ex Adam, *Lagoseris purpurea* (Willd.) Boiss., *Genista albida*, *Salvia scabiosifolia* Lam., *Asperula taurica* Pacz., *Trigonella cretacea* (Bieb.) Taliev.

4. Восточный район. Расположен между с. Муромским и г. Феодосия. Северная куэстовая гряда орографически заканчивается в этом районе и представлена рядом невысоких разобщенных холмов (до 20 м над ур. м.), сливаясь на междуречье Кучук-Карасу и Восточного Булганака с равниной.

Благодаря близости моря климат района более мягкий, чем в предыдущем районе. Среднегодовая температура выше 10° (10.1—10.2°). Средняя темпера-

тура января —1.9, июля 21.8°. Осадков выпадает от 360 до 450 мм (Кочкин, 1967). Преобладает холмисто-балочно-шибляково-степной тип местности.

Практически вся территория района распахана, и естественная растительность сохранилась на склонах балок и холмов. О произрастании здесь в прошлом лесов говорит наличие куртин *Carpinus orientalis*, *Paliurus spina-cristi* и зарослей кустарников, встречающихся на невысоких холмах к северу от горы Агармыш и хр. Куболач. Степные сообщества представлены рядом дигрессивных группировок формаций *Asphodelineta tauricae*, *Festuceta rupicolae*. Сообщества последней формации сформировались под влиянием выпаса на том месте, где были степи из *Stipa lessingiana*, отдельные фрагменты которых сохранились в не удобных для выпаса местах. В большом количестве среди степных сообществ произрастают кустарники — *Rosa corymbifera*, *R. canina*, *R. spinosissima* L., виды рода *Crataegus*.

Растительность предгорий Крыма представлена гемиксерофитными субсредиземноморскими пушистодубовыми лесами, шибляковыми, кустарниковыми сообществами и настоящими типчаково-ковыльными степями, обогащенными субсредиземноморскими петрофитными элементами. Все типы растительности предгорий распределены мозаично по всей территории, и в связи с незначительной высотой над уровнем моря здесь нет высотной дифференциации растительного покрова, поэтому попытки выделения высотных поясов (например, лугово-степного и лесостепного — см.: Кожевникова, Рубцов, 1971) лишены основания. Предгорные леса и степи мы рассматриваем как естественное сочетание двух типов растительности, образующих самостоятельный Крымский предгорный лесостепной округ, относящийся к Эвксинской провинции Средиземноморской лесной области (Шеляг-Сосонко и др., 1977).

Дискуссионным является и вопрос о южной границе предгорного округа. Мы проводим ее по границе сплошного распространения лесов, южнее которой нет чередования лесов и степей, а прослеживается высотная дифференциация растительности. Эта граница проходит по межгрядовому понижению между внутренней и внешней грядками, огибая с севера хр. Куболач и гору Агармыш, растительность которых имеет все характерные черты, присущие растительности северного макросклона Главной гряды (Дідух, 1981; Дідух, Вакаренко, 1982) и не имеет ничего общего с лесостепным обликом предгорий. Ранее (Шеляг-Сосонко и др., 1977) эти территории включались в Лесостепной округ.

В результате многовековой хозяйственной деятельности растительность предгорий претерпела большие изменения, выражающиеся в резком сокращении площадей, занятых естественной растительностью, деградации лесных сообществ и развитии кустарниковых сообществ и степей на их месте. В наиболее типичном виде дигрессионно-сукцессионные ряды лесной и степной растительности представлены на схеме. Однако нередко случаи, когда и при антропогенном воздействии растительные группировки сохраняют свою ценотическую и флористическую структуру. В их составе произрастает ряд редких и требующих охраны видов, занесенных в Красные книги разных рангов. Это такие виды, как *Adonis vernalis* L., *Paeonia tenuifolia* L., *P. daurica*, *Stipa pontica*, *S. lessingiana*, *S. ucrainica* P. Smirn., *S. tirsia* Stev., *Himantoglossum caprinum*, *Cephalanthera longifolia*, *C. rubra*.

Особенности растительности Предгорного Крыма необходимо учитывать при разработке сети охраняемых объектов предгорий, где до настоящего времени нет ни одного заказника, созданного с целью охраны специфического лесостепного комплекса средиземноморских лесов и понтических степей, а уже существующие заказники часто не обеспечивают охраны растительного мира. Мы предлагаем поэтому взять под охрану.

1. Массив пушистодубовых лесов и шибляковых сообществ *Pistacia mutica* в окрестностях с. Красноезоре Бахчисарайского р-на.

2. Проектируемый заказник «Дубки» в 9 км к северо-востоку от г. Симферополя, представляющий собой типичный ландшафт крымской лесостепи.

3. Белую скалу (Ак-Кая) возле г. Белогорска, где, хотя и организован заказник, ведется интенсивный выпас, уничтожающий асфоделиновые степи.

- Вакаренко Л. П., Дідух Я. П. Рослинність запроектованого заказника «Дубки» (Передгірний Крим). — Укр. бот. журн., 1985, т. 42, № 1, с. 61—65. — Геоботанічне районування Української РСР. Київ: Наук. думка, 1977. 302 с. — Голубев В. Н. Фитоценотическая и эколого-биологическая структура петрофитной луговой степи Предгорного Крыма. — Изв. АН ГССР, сер. биол. наук, 1978, т. 4, № 5, с. 449—456. — Голубев В. Н., Кобечинская В. Г. О зимнем покое и перезимовке растений степных и лесных фитоценозов предгорной лесостепи Крыма. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 8, с. 1147—1157. — Голубев В. М., Кобечинская В. Г. Біоморфологічне вивчення рослин степових та лісових утворювань кримських передгір'їв. — Укр. бот. журн., 1976, т. 33, № 3, с. 235—242. — Дідух Я. П. Рослинність заказника «Агармиш» (Крим). — Укр. бот. журн., 1981, т. 38, № 2, с. 98—101. — Дідух Я. П. Опыт классификации ксерофильной полукустарничковой и травянистой растительности Горного Крыма. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1456—1466. — Дідух Я. П., Вакаренко Л. П. Еколого-ценотична характеристика *Cyclamen kusnetzovii* Kotov et Czernova (*Primulaceae*), що зростає в Гірському Криму. — Укр. бот. журн., 1982, т. 38, № 1, с. 31—33. — Дідух Я. П., Вакаренко Л. П. Порівняльний аналіз синтаксонів флористичної класифікації степів і томіярів Гірського Криму. — Укр. бот. журн., 1984, т. 41, № 3, с. 11—20. — Кеппен Ф. Географическое распространение деревьев в Европейской России и на Кавказе. СПб., 1885. 634 с. — Кобечинская В. Г., Голубев В. Н. К фитоценотической характеристике степей Предгорного Крыма. — В кн.: Актуальные вопросы современной ботаники. Киев: Наук. думка, 1977, с. 158—160. — Кожевникова С. К., Рубцов Н. И. Опыт биоэкологического и географического анализа адвентивной флоры Крыма. — В кн.: Материалы по флоре и растительности Крыма. Тр. Никит. бот. сада, 1971, т. 54, с. 5—93. — Кочкин М. А. Почвы, леса и климат Горного Крыма и пути их рационального использования. — Тр. Никит. бот. сада, 1967, т. 38. 266 с. — Крицька Л. І. Аналіз флори степів та вапнякових відслонень Правобережного Злакового Степу. — Укр. бот. журн., 1985, т. 42, № 2, с. 1—5. — Куковица Г. С. Степная растительность Западной Подоллии: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Киев, 1984. 21 с. — Лавренко Е. М. Степи СССР. — В кн.: Растительность СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 1—269. — Лавренко Е. М. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. — В кн.: Растительный покров СССР (Пояснительный текст к геоботанической карте СССР. М. 1 : 4 000 000). Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 595—730. — Лавренко Е. М. Европейские луговые степи и остепненные луга. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 220—231. — Ларина Т. Г., Рубцов Н. И. О палинурских Крыма. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 4, с. 541—545. — Ларина Т. Г., Рубцов Н. И. Эколого-фитоценотический анализ шибляковых сообществ Горного Крыма. — Тр. Гос. Никит. бот. сада, 1975, т. 62, с. 5—82. — Осычнюк В. В. Степи и сельскохозяйственные земли на их месте. — В кн.: География растительного покрова Украины. Киев: Наук. думка, 1982, с. 158—214. — Поплавская Г. И. Растительность Горного Крыма. — Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), 1948, вып. 5, с. 7—88. — Рубцов М. І. Зонально-поясний поділ і районування рослинності Криму. — В кн.: Матеріали III з'їзду Українського ботанічного товариства. Київ: Наук. думка, 1965, с. 121—128. — Рубцов Н. И., Котова И. Н., Махаева Л. В. Растительный покров. — В кн.: Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 6. Украина и Молдавия, вып. 4. Крым. Л.: Гидрометеоиздат, 1966, с. 34—50. — Семенова-Тян-Шанская А. М. Динамика степной растительности. М.; Л.: Наука, 1966. 174 с. — Семенова-Тян-Шанская А. М., Никольская Н. И. Состав и динамика надземной массы травостоев в степях и на лесных полянах Центрально-Черноземного заповедника: Тр. Центр.-Чернозем. гос. заповед., вып. 6. Курск, 1960, с. 82—116. — Талиев В. И. Флора Крыма и роль человека в ее развитии. Харьков: Паровая Типография и литография Зильберберг. 1900. 231 с. — Терехова В. И. Предгорная область Крыма. — В кн.: Физико-географическое районирование Украинской ССР. Киев: Изд-во Киев. гос. ун-та, 1968, с. 641—651. — Хорват Е. М. Растительность крымских «Дубков». — Тр. Никит. бот. сада, 1948, т. 25, вып. 1—2, с. 93—100. — Цирина Т. С. Ливенские дубки. — Зап. Крымск. об-ва естествоисп. и любит. природы, 1926, т. 8, с. 83—95. — Шалый М. С., Козлов П. К. Геоботаническое районирование Крыма. — Изв. Географ. об-ва, 1939, т. 71, № 3, с. 366—378. — Шеляг-Сосонко Ю. Р., Рубцов М. І., Махаева Л. В. Середземноморська лісова область. — В кн.: Геоботанічне районування Української РСР. Київ: Наук. думка, 1977, с. 268—281. — Яната А., Дойч А., Яната Н. Материалы к флоре центральной части Симферопольского уезда. — Тр. Естеств.-исп. музея Таврич. губ. земства, 1916, вып. 4, с. 1—79.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 12 IV 1985.

S U M M A R Y

The investigation of phytocoenotical composition of the Crimea foothill steppes established that they are represented not by the meadows but by the true sheep-fescue-feather-grass steppes, enriched by the sub-Mediterranean elements. The regional patterns in the allocation of sylvan and steppe vegetation of foothills in connection with climate and geomorphological factors are revealed. They allowed to distinguish four geobotanical regions and the characteristic of their vegetation is given. The borders of the Crimea foothill forest-steppe region (which is reported as ecotone between the steppe and mountain Crimea) were determined.

УДК 581.524.43/575.19.

Р. В. Камелин, Ф. О. Хасанов

**ВЕРТИКАЛЬНАЯ ПОЯСНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
ХРЕБТА КУГИТАНГ (ЮГО-ЗАПАДНЫЙ ПАМИРО-АЛАЙ)**R. V. KAMELIN, F. O. HASANOV. VERTICAL BELTS IN THE VEGETATIVE COVER
OF THE KUGITANG MOUNTAIN RANGE (SOUTH-WEST PAMIRO-ALAI)

В результате многолетних исследований (1978—1985 гг.) предлагается схема вертикальной поясности, включающая 4 пояса (и 4 полосы): горной полупустыни, шибляка и полусаванн (нижняя и верхняя полосы), арчевников и трагакантников (нижняя и верхняя полосы), трагакантников и степей. Отсутствие в Кугитанге элементов микротермных арчевников и полосы чернолесья, а также наличие горно-пустынной нижней ступени отличают этот тип поясности и от западно-гиссарского, и от гиссаро-дарвазского. Эти отличия, характерные как для Кугитанга, так и для гор всего юго-западного Гиссара, являются одним из доводов в пользу рассмотрения их в качестве самостоятельного округа.

Горы Кугитанг-тау — обособленный юго-западный отрог системы Памиро-Алая, непосредственно продолжающий на юго-юго-запад одну из виргаций западной части Гиссарского хребта — Байсунские горы. Общая протяженность хребта с севера на юг — около 70 км, средние высоты водораздела с севера повышаются от 2600 до 3170, а затем вновь понижаются до 2200—2350 м.¹ Все исследователи отмечают в Кугитанге резкую асимметрию макросклонов: западный (в основном находится в пределах Туркмении) — относительно пологий, постепенно поднимающийся от долины р. Кугитангдарьи и продолжающих ее на севере межгорных долин и расчлененный множеством узких и длинных, нередко ветвящихся каньонов, и восточный (в пределах Узбекистана) — отличается развитием в верховьях всех ущелий грандиозных скальных обрывов (рис. 1). Высота последних над уровнем верховий ущелий достигает 450—600 м. На некотором удалении от хребта восточный склон его представляется почти сплошным обрывом. Таким образом, это — типичная куэста, причем высокая, водораздельное плато которой находится на больших абсолютных высотах. Однако из-за южного положения, оледенения и сохраняющихся в течение лета снежников в Кугитанге нет, хотя в отдельные годы погребенные снежники могут задерживаться в верховьях узких каньонов. В северной части Кугитанг расчленен поперек рядом сквозных ущелий. Наиболее известное из них — Танги-дувал — отделяет собственно Кугитанг от северного его участка — гор Сусыз-тау, менее высоких и обрывистых, а последние сквозным ущельем Бузголахона отделяются от отрогов Байсунских гор (массив Сары-маск). Сусыз-тау, как и северная часть собственно Кугитанга, довольно сложно сочленены с расположенным западнее низкогорным хр. Акташ (Акдагана, Джетым-тау), который имеет общее западно-юго-западное простираение и является водоразделом бассейнов рек Шерабаддарья, Кугитангдарья и Таркапчигай. Водораздельные высоты между Кугитангдарьей и Таркапчигаем во многом похожи на низкогорные участки собственно Кугитанга. Очень важно отметить и то обстоятельство, что восточный макросклон Кугитанга, служащий водосбором для многочисленных правых притоков р. Шерабаддарья, не открывается непосредственно в Шерабадскую долину, но отделен от нее цепью замкнутых выположенных пространств, ограниченных на востоке небольшими куэ-

¹ Здесь и далее все высоты указываются над уровнем моря.

стовыми низкогорными хребтами. Последние называются Келиф-Шерабадской грядой, верхние точки ее, также именуемые Акташ, находятся на широте южной оконечности Кугитанга и достигают высоты 1136 м. Далее к юго-западу именно эта гряда выходит в долину Амударьи, отделяя от последней собственно южные отроги Кугитанга.

Растительный покров Кугитанга изучали ряд видных ботаников, прежде всего М. Г. Попов (1923) и С. А. Невский (1937). Последний дал, и до сих пор он единственный, краткий очерк растительности и флоры Кугитанга. Именно Невский привел первую схему вертикальной поясности растительности Кугитанга. Схема эта была очень интересной. В ней выделялось всего 3 пояса: гипсоносная горная полупустыня (Попов называл этот пояс «горной полупустыней»), ложная степь (по терминологии Попова, «горная полустепь») и нагорные ксерофиты (трагакантоиды). Последний различал и Попов, но у Невского этот пояс объединял то, что автор называл «арчевой псевдосаванной», и трагакантоидные флорации «с единичными элементами субальпийской бореальной степи» (Невский, 1937 : 215), т. е. элементы «пояса степи», выделенного Поповым (1929). Таким образом, схема Невского основывалась на общетеоретических представлениях Попова (1928, 1929), а последний в начале своей деятельности считал, что арча — это петрофильный компонент поясов полустепи и степи, а затем неоднократно отстаивал мнение о нелесной природе всех арчевников Средней Азии. Но схема Невского была интересна и тем, что он более четко, чем Попов, подчеркнул комплексную природу выделяемых поясов (например, в поясе горной полупустыни флорации обнаженных красных песчаников, обнажений алебастров и обедненные эфемеровые «степи» на сероземах).

Однако как схема Попова для Согдиано-Трансоксанских гор (Попов, 1929), так и схема Невского не отразили наличие в Кугитанге на значительных площадях редколесий, а местами и почти сомкнутых группировок из ксерофильных листопадных деревьев и кустарников, а также господствующее положение в поясе «нагорных ксерофитов» — арчевников. В ряде последующих схем высотной поясности для гор западной части Памиро-Алая, включавших и Кугитанг, по-иному решался вопрос о поясе арчевников. Так, Е. П. Коровин (1962) считал, что в Кугитанге развит кухистанский тип поясности с характерной сменой снизу вверх следующих поясов: горных полупустынь, полусаванн, арчи и типчаковой степи, нагорных ксерофитов. Поясность этого типа впервые охарактеризовали Н. Ф. Гончаров (1937), а затем П. Н. Овчинников (1957), называвший этот тип «зеравшано-туркестанским». По Овчинникову, в этом типе последовательно сменяют друг друга полынные и солянковые пустыни, опустыненные низкотравные эфемероидные полусаванны (или эфемерово-полынные пустыни), крупнозлаковые полусаванны с фрагментами шибляка, термофильные арчевники, криофильная растительность. Поясность этого типа наилучшим образом была изучена в Туркестанском хребте. Р. В. Камелин (1979) принял для территории Кухистанского округа в пределах гор (без нижней ступени — комплекса подгорной полусаванны с фрагментами туранских пустынных типов) следующую схему поясности: пояса полусаванн с участием шибляка (до 1000 м), шибляка (до 1500—1800 м), арчевников термофильных, трагакантников, крупнотравных полусаванн и крупнозлаковых степей древнесредиземноморского типа (до 2400—2700 м), арчевников микротермных, трагакантников и степей (до 3000—3300 м), криофильных степей и арчевых стлаников (до 3500—3600 м) и криофильных травников и криопетрофитона (до 4000—4200 м). При этом различались и варианты поясности для участков пережата влаги (где поясным явлением признавалась полоса смешанных чернолесно-арчевых ценозов) и для участков «дождевой тени», где сильно редуцированы полоса микротермных арчевников, перестающих быть поясным явлением, и пояс арчевых стлаников и криофильных степей. Типичный кухистанский тип поясности, таким образом, характеризовался наличием прежде всего двух поясов арчевников. В ряде работ последних лет О. Е. Агаханянц (Агаханянц, Юсуфбеков, 1975; Агаханянц, 1981) вновь развивает точку зрения об отсутствии в Западном Памиро-Алае, и особенно в Западном Памире, лесных поясных явлений и более того о принципиальной необходимости учета в поясно-высотных схемах лишь группировок растительности, представленных на гор-

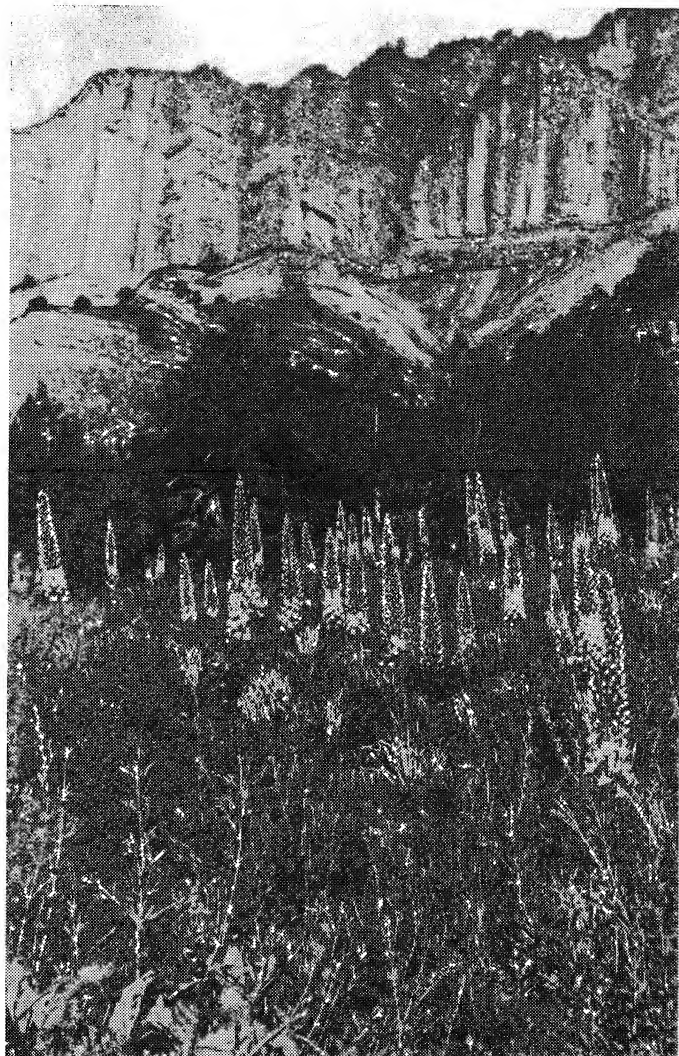


Рис. 1. Арчевник на восточном макросклоне Кугитанга.

ных «плакорах». В результате этого тип поясности Западного Памиро-Алая он характеризует так: пустыни предгорные и горные (300—600 м), эфемеретум низкотравный (600—1000 м), эфемеретум крупнозлаковый (1000—1700 м), можжевельниковые редколесья и стланики (1700—3200 м), горные степи (3200—3500 м), криофитон (3500—3800 м).

Разнообразие точек зрения на положение Кугитанга в ряду горных систем Памиро-Алая, невозможность применения здесь ни одной вышеохарактеризованной схемы поясности растительного покрова и побудили нас вкратце ознакомить ботаников с подлинной картиной высотной поясности этого замечательного во многих отношениях хребта. Она основывается на многократных посещениях нами разных участков Кугитанга в период с 1978 по 1985 г., а также на анализе крупномасштабного (1 : 50 000) аэрофотоматериала по району работ. Следует отметить, что подобно тому, как в зональных выделах мы всегда имеем дело с сочетанием двух-нескольких зональных типов растительности, и в характеристике поясно-высотных выделов мы должны учитывать в первую очередь сочетание различных типов растительности, тем более что понятие «плакор» в горах весьма относительно.

Вместе с окружающими низкогорьями Кугитанг поднят над туранскими (точнее — южнотуранскими — по подпровинции) пустынями. Комплекс южно-

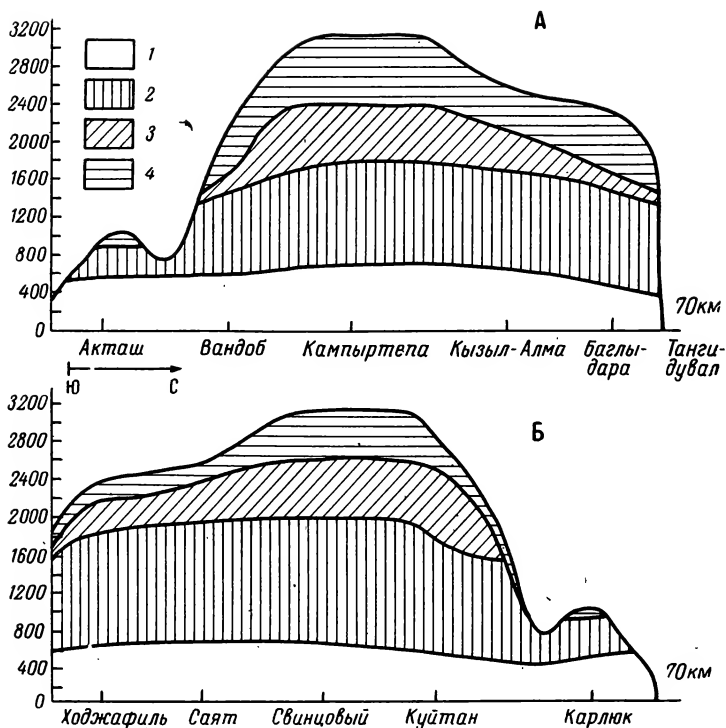


Рис. 2. Схема вертикального распределения растительности восточного (А) и западного (Б) макросклонов Кугитанга.

Пояса: 1 — горной полупустыни, 2 — шибляка и полусаванн, 3 — арчевников и трагакантников, 4 — трагакантников и степей. По оси ординат — высота над уровнем моря, м; по оси абсцисс — масштабное изображение основания хребта.

туранской пустыни представлен здесь песчаной пустыней Сундукли на западе, низкими отметками Шерабадской долины, ныне совершенно освоенной, на востоке и узкой полосой приамударьинских пустынь на юге. В нем сочетаются на песках ирано-туранская псаммосаванна с *Ammodendron conolli* Bunge, *Ephedra strobilacea* Bunge и серийными группировками *Carex physodes* M. Bieb. с участием в разных вариантах *Ferula foetida* (Bunge) Regel, *Dorema sabulosum* Litv., *Smirnovia turkestanica* Bunge и характерным *Astragalus petunnicovii* Litv. и туранский псаммофитон в его южном варианте с *Haloxydon persicum* Bunge, *Calligonum setosum* (Litv.) Litv., *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge, *Astragalus unifolius* Bunge, кустарниковыми видами рода *Salsola*, *Dendrostellera turkmenorum* Pobed. На контакте с пестроцветными низкогорьями активными видами становятся *Ammothamnus lehmanni* Bunge, *Convolvulus hamadae* (Vved.) Petr., специфические *Astragalus rubri-galli* M. Pop., *Valerianella dufresnia* Bunge. Повсюду на засоленных поверхностно участках развиты галофильные группировки южного типа с участием *Seidlitzia rosmarinus* Bunge и *Frankenia buchatica* Basil. В Шерабадской долине на высотах 350—450 м ранее были развиты крупные массивы полынных пустынь с *Artemisia diffusa* Krasch. и многочисленными эфемерами, но без *Carex pachystilis* Gay, *Poa bulbosa* L. s. l. Такой же, но с большим участием солянок массив полынных был свойствен и нижней части долины Кугитангдары.

На высотах 380—450 м начинают преобладать подгорно-горные сообщества нижней полосы пояса «горной полупустыни» (рис. 2). Это краткое название Попова вполне можно использовать и для нашей схемы, хотя объединяемый в ней комплекс более сложен, чем у Попова.

1. П о я с г о р н о й п о л у п у с т ы н и (опустыненных низкотравных полусаванн и растительности пестроцветных гипсоносных толщ). Развита на меловых и третичных плато и склонах низкогорий, сложенных гипсоносными песчаниками, глинами, а также гипсами, мергелями и известняками с просло-

ями алебастров на высотах 400—700 м (в низкогорьях до 850 м), т. е. на ступени высокого чуля схемы К. З. Закирова (1955).

В нем развиты прежде всего сообщества низкотравных полусаванн из *Carex pachystilis*, *Poa bulbosa* с участием многочисленных эфемеров и верхним ярусом высокого полукустарника *Hammada leptoclada* (M. Pop.) Pjin, а иногда с согоподством *Atraphaxis spinosa* L., *Artemisia scotina* Nevski. С создающим засоление опадом *Hammada leptoclada* в эти сообщества проникают и пустынные эфемеры типа *Microcephala lamellata* (Bunge) Pobed. На высоких террасах крупных рек в эти сообщества активно внедряются *Salsola dendroides* Pall., а на более опесчаненных участках и местах бывших распашек — саванный кустарник *Prosopis farcta* (Banks et Sol.) Eig. Эти сообщества, занимающие высокие террасы и засоления сочетаются с разнообразными галофильными сообществами — от злостных солончаков с *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. Bieb. до солончаковых лугов с *Aeluropus litoralis* (Gouan) Parl., видами рода *Climacoptera*, а в отдельных случаях и с фрагментами тамарисковых тугаев (*Tamarix hispida* Willd., *T. gracilis* Willd.). Но особенно важную роль в этом поясе, и прежде всего в окружающих Кугитанг низкогорьях, играют разнообразнейшие группировки гипсофильной «растительности пестроцветных толщ», многие из которых эндемичны или субэндемичны для исследованного нами региона. Среди них — сообщества кустарникового *Zygophyllum bucharicum* B. Fedtsch. в низкогорьях от пос. Чаршанги до Келифа и Акташа (с участием *Ferula kelifi* Lipsky, *Spryginia undulata* Botsch., *Polytaxis lehmanni* Bunge). Это и замечательные сообщества на рухляковых гипсах *Hammada eriantha* Botsch. с участием *Neogaillonia botschantzevii* Lincz. или без него, а также группировки *Spirostegia bucharica* (B. Fedtsch.) Ivanina, *Scutellaria colpodea* Nevski, *Onosma macrorrhizum* M. Pop. с видами рода *Cleome* в осенних аспектах. Особенно же большие площади занимают разнообразные ценозы с ведущей ролью *Zygophyllum* (*Halimiphyllum*) *atriplicoides* Fisch. et Mey. s. l. с согоподством то *Haplophyllum bucharicum* Litv., то *Astragalus cottonianus* Aitch. et Hemsl., то *Artemisia scotina* Nevski с характерными *Reaumuria sogdiana* Kom., *Limonium sogdianum* (M. Pop.) Ik.-Gal., *Matthiola farinosa* Bunge, *Heliotropium biannulatifforme* M. Pop., *Chesneya tribuloides* Nevski и др. Поясно этот комплекс развит в низкогорьях района Гаурдака и Лялемкана, по периферии гор Курук-дагана и Илликбош близ кишлака Курганташ, в низкогорьях между поселками Чаршанга и Келиф, а также по Келиф-Шерабадской гряде, подходя к Кугитангу лишь по долине Кугитанг-дарьи. Выше он сменяется поясом со значительным участием в покрове группировок ксерофильных листопадных деревьев и кустарников.

2. П о я с ш и б л я к а и п о л у с а в а н н. Так кратко мы называем пояс, охватывающий основную часть периферических низкогорий, низкогорья и нижнюю часть среднегорий Кугитанга и Сусыз-тау, а также ряд межгорных долин и котловин на высотах 700 (800)—2000—2300 м, т. е. ступени нижнего и верхнего адыра и нижнего тау схемы Закирова.

В поясе в настоящее время господствуют производные группировки — «полусаванны», дериваты обедненных нижних ярусов сообществ восточно-средиземноморских ксерофитных листопадных лесов, редколесий и кустарников — «шибляка» в смысле Овчинникова (1948), а частично и более ранних авторов, начиная с L. Adamovic (1902, 1909). Полусаванны и шибляк представлены в Кугитанге в сильно нарушенном виде, но довольно разнообразно.

В нижней части пояса ксерофильные деревья и кустарники по-разному сохранились и участвуют в сложении растительного покрова на пестроцветных породах окаймляющих Кугитанг низкогорий и на кремнистых известняках собственно Кугитанга. Общим признаком при этом является широкое участие в растительном покрове кустарникового *Zygophyllum* (*Halimiphyllum*) *atriplicoides*, а также наличие на всем диапазоне высот от 700 (800) до 1300 м единичных экземпляров, групп или сообществ *Pistacia vera* L., *Acer pubescens* Franch. (= *A. xerophilum* Butk.), *Amygdalus spinosissima* Bunge. В этом случае в низкогорьях сообщества данных видов принадлежат к числу преимущественно «пестроцветных», т. е. сложены они многочисленными и многообразными «пестроцветными» видами, такими, как *Astragalus cottonianus*, *Salvia bucharica* M. Pop.,

Cousinia dimoana M. Pop., *Onosma macrorrhizum*, *Haplophyllum bucharicum*, *Matthiola farinosa*, *M. integrifolia* Kom. и многими другими видами. Именно в низкогорьях в сообществах фисташки с кленом или пятнами самостоятельных группировок развиты и впервые отмеченные В. П. Бочанцевым (1968) «северные» пустынные элементы. В западных низкогорьях района Курук-дагана это *Salsola arbusculiformis* Drob., *Ewersmannia botschantzevii* Sarkis., а в восточной части, на Келиф-Шерабадской гряде, это и *Salsola arbusculiformis* Drob., и *Iljinia regelii* (Bunge) Korum., образующий на гипсоносных глинах самостоятельные группировки. На этих высотах на северной оконечности гор Сусыз-тау, по стыку их с хр. Сарымаск, развит богатый комплекс «пестроцветной» растительности с группировками *Spirostegia bucharica*, *Scutellaria colpodea*, *Onosma macrorrhizum* и встречающегося только здесь полукустарника *Otostegia bucharica* B. Fedtsch., с группировками *Salvia bucharica*, *Astragalus cottonianus*, *Atraphaxis spinosa*, *Zygophyllum atriplicoides* с участием *Ladyginia bucharica* Lipsky, *Lipskyia insignis* (Lipsky) Nevski. Почти повсеместно в «пестроцветных» сообществах встречаются здесь иногда образующий самостоятельные группировки *Artemisia albicaulis* Nevski (= *A. prasina* Krasch. ex Poljak.), а иногда и *Artemisia scotina*. Последний вид, однако, чаще господствует в полусаванновых сообществах, развитых на «субплакорах» в условиях и пестроцветов, и низкогорий Кугитанга, а также активно выступает в сообществах фисташки и клена с участием боялыча, *Ferula tadschikorum* M. Pimen., *Poa bulbosa* L. s. l. и *Carex pachystylis*. Полусаванновые сообщества с активной ролью *C. pachystylis* и *Poa bulbosa* вообще в районе очень разнообразны: то это полностью-осочковые сообщества с непременно участием *Amygdalus spinosissima*, *Atraphaxis spinosa* и с относительно обедненным составом эфемеров, то сообщества мятлика и осочки с участием в верхнем ярусе *Phlomis thapsoides* Bunge, *P. bucharica* Regel (на восточном склоне) с очень богатым эфемеровым набором, то сообщества с повышенной ролью видов рода *Cousinia* (*C. polycephala* Rupr., *C. transoxana* Tschern., *C. spryginii* Kult.), а на северо-западе даже сообщества с большим участием *Iris songarica* Schrenk и *Stipa hohenackeriana* Trin. et Rupr. Собственно на Кугитанге по известнякам состав деревьев и кустарников богат, и они играют здесь иногда и более важную роль в покрове. Кроме фисташки, клена пушистого, колючего миндаля, здесь обычны также *Amygdalus bucharica* Korsh., *Sageretia brandtheriana* Aitch., *Rhamnus coriacea* (Regel) Kom., несколько видов шиповника, а реже и *Ziziphus jujuba* Mill. Роль *Zygophyllum atriplicoides* здесь ниже, особенно на восточном макросклоне. В полусаванновых группировках осочки и мятлика важную роль начинают играть здесь и *Psoralea drupacea* Bunge, *Convolvulus subhirsutus* Regel et Schmalh., а нередко и *Elytrigia trichophora* (Link.) Nevski. Каких-либо характерных гидрофильных или петрофильных группировок, отличающих нижнюю полосу шибляка от верхней, нет.

Верхняя полоса пояса шибляка и полусаванн, очень сильно нарушенная, лишь фрагментарно развита в низкогорьях, но очень характерна для Кугитанга и Сусыз-тау. Прежде всего в этой полосе до минимума снижается роль «пестроцветных» вариантов ценозов шибляка, почти полностью исчезает *Zygophyllum atriplicoides*, но появляются *Celtis caucasica* Willd., *Pyrus regelii* Rehd., *Crataegus pontica* C. Koch., в петрофильных вариантах заметно присутствие *Juniperus seravschanica* Kom., многочисленны группировки с участием кустарников *Atraphaxis pyrifolia* Bunge, *A. seravschanica* Palv., *Cerasus erythrocarya* Nevski. Еще более характерна смена полусаванновых группировок — переход к господству сообществ крупнотравной горной полусаванны. Лучшее всего его маркируют сообщества с эдификаторной ролью *Ferula kuhistanica* Korum., *Inula macrophylla* Kar. et Kir., *Rheum maximoviczii* Regel (вместо *R. turkestanicum* Janisch.), последние — на петрофитных местообитаниях. Как и в более низкой полосе, сообщества собственно шибляка здесь сильно сведены, и о прошлом их состоянии мы вынуждены судить главным образом по фрагментам сохранившихся ценозов на мазарах (кладбищах). Но все же как на западном склоне Кугитанга и на отдельных участках субплакоров, и на скальных площадках в каньонах, так и на восточном склоне Кугитанга по отдельным относительно заповедным (из-за культовых и культурно-бытовых традиций) ущельям, более крутым водоразделам мы всюду видим крупнотравно-полусаванновые миндальники,

фисташники с кленом и даже рощицы *Celtis caucasica* (очень угнетенные). Именно к этой полосе приурочены и сохранившиеся ныне рощи *Ziziphus jujuba* (у выходов родников, и поэтому особо охраняемые) на мазарах. По петрофитным местообитаниям смешанные многовидовые сообщества шибляка в Кугитанге обычные и сейчас. Все сколько-нибудь выположенные склоны, пригодные для богарного земледелия, особенно на западном склоне Кугитанга, еще относительно недавно были распаханы и ныне представлены богатейшим набором полусаванновых крупнотравий, в которых есть и варианты, обогащенные «пестроцветными» видами (вплоть до 1600 м встречается, например, *Salvia bucharica*, сочетаясь с *Inula macrophylla* и *Ferula kuhistanica*), и сложные варианты — производные смешанных насаждений клена, миндаля, каркаса и арчи зеравшанской (с участием *Prangos pabularia*, *Ferula nevskii* Korov., *Megacarpea orbiculata* B. Fedtsch., *Artemisia tenuisecta* Nevski, *Phlomis spinidens* Nevski и единичных трагакантоидов вроде *Astragalus vladimiri* Širj., *Kuhitangia popovii* (Preobr.) Ovcz.). По террасам рек и ручьев здесь обычные мощные заросли *Peřovskia scrophulariifolia* Bunge, на осыпях и обрывах — характерные сообщества *Scrophularia striata* Boiss. Очень важно, что в глубоких каньонах западного склона и особенно в верховьях ущелий восточного макросклона нередко мы встречаемся и с обедненными гидрофильными лесными ценозами (с участием *Crataegus turkestanica* Pojark., *Prunus cerasifera* Ehrh. subsp. *orientalis* (M. Pop.) Schneid., *Fraxinus sogdiana* Bunge, *Cerasus mahaleb* (L.) Borkh., а очень редко и *Acer turkestanicum* Pax.). Наконец, нельзя не отметить особое богатство петрофитных сообществ и группировок этого пояса. Упомянем только широкое развитие почти повсеместно встречающихся сообществ *Scutellaria leptosiphon* Nevski, сообществ *Scutellaria nevskii* Juz. et Vved., *Vicoa parietarioides* Nevski, *Andrachne fedtschenkoi* C. Koss., *Parietaria judaica* Strand, группировок с участием *Campanula fedtschenkoana* Trautv., *Sergia regelii* (Trautv.) Fed., *Silene nevskii* Schischk., *Asperula pauciflora* Tschern., а также редкие сообщества на скальной *Lepidolopha fedtschenkoana* Knorr.

Как уже упоминалось выше, в верхней полосе пояса шибляка и полусаванн, начиная с высоты 1300 м, нередко встречается и *Juniperus seravschanica*. Надо сказать, что по южной оконечности Кугитанга первые деревья арчи начинают попадаться и ниже, примерно с 950 м. И хотя в поясе шибляка арча ныне кажется элементом исключительно петрофитным, но можно предположить и большую ранее ее роль на субплакорах. Тем не менее хорошо выраженный пояс, где группировки арчи являются важным компонентом растительного покрова, расположен выше.

3. Пояс арчевников и трагакантников. Высотные пределы этого пояса весьма различны в разных участках Кугитанга и окружающих его низкогорий. В западных низкогорьях он начинается примерно с 1650—1700, на западном склоне Кугитанга в разных его частях — от 1850 до 2300, на восточном склоне — от 1900 до 2000 м. Пояс арчевников и трагакантников хорошо различим на аэрофотоматериалах. Основу его составляют насаждения *J. seravschanica* разной степени полноты — от 03 до 07 (и до 09, например в верхней части правых истоков р. Баглы-дара). Верхний предел этого пояса в Кугитанге не является собственно пределом распространения арчи, поскольку последняя у верхних высотных отметок Кугитанга еще встречается, хотя и по резким формам рельефа. Однако из-за некоторых важных климатических факторов (ветры, небольшой снежный покров) и особенностей геоморфологии (верхние участки известняковой куэсты, практически лишенные влаги в течение летне-осеннего сезона) верхняя, приводораздельная часть Кугитанга представляет собой практически безлесное плато на высотах (2650) 2800—3170 м, хотя, как было уже отмечено, на восточном склоне по обрывам арча поднимается практически до верхних отметок хребта.

Арчевники Кугитанга, Сусыз-тау и окружающих с запада низкогорий разнообразны и пока еще недостаточно изучены. Среди них можно выделить значительное разнообразие полусаванновых и полусаванно-попынно-шибляковых арчевников, видную роль в ценозах которых играют элементы более низкого пояса — *Inula macrophylla*, *Scabiosa songarica*, *Artemisia tenuisecta*, *Ferula kuhistanica* (идущий и до высот 2900—3000 м), *Prangos pabularia* Lindl., *Ferula*

nevskii, *Elaeosticta hirtula* (Regel et Schmalh.) Kljuykov., M. Pimen. et V. Tichomirov, *Oedibasis tamerlanii* (Lipsky) Korov., а также *Acer pubescens*, *Pyrus regelii*, *Amygdalus bucharica* и др. Очень характерно развитие в нижней полосе арчевников и трех-четыреуховых арчевников с участием в нижних ярусах *Stipa arabica* Trin. et Rupr., *S. hohenackeriana* Trin. et Rupr., *S. caucasica* Schmalh., *S. capillata* L., сочетающихся как с трагакантниковыми видами, так и с видами полусаванн. В арчевниках нижней полосы нередко значительную роль играют кустарники, в условиях Кугитанга практически являющиеся спутниками арчи — это *Lonicera nummulariifolia* Jaub. et Spach., *Rosa bellicosa* Nevski, *R. ecae* Aitch., *R. divina* Sumn., *Atraphaxis karataviensis* Lipsch. et Pavl. В нижней полосе, но особенно в верхней, широко развиты различные варианты трагакантниковых арчевников. В нижней полосе в них участвуют прежде всего *Kuhitangia popovii*, *Acantholimon majewianum* Regel, *Astragalus kuhitangii* (Nevski) Boriss., *A. vladimiri* Širj., *A. subspinescens* M. Pop., *Pterocephalus afghanicus* Aitch. et Hemsl., *Cousinia triceps* Kult., *C. leptoclada* Kult., *Silene leptocaulis* Schischk., *Scutellaria squarrosa* Nevski, а в верхней полосе, начиная с 2500—2600 м, — *Acantholimon erythraeum* Bunge, *Astragalus leiosemius* M. Pop., *Scorzonera acanthoclada* Franch., *Cousinia bobrovii* Juz., *Arenaria griffithii* Boiss., *Scariola orientalis* (Boiss.) Sojak. и др. К верхней же полосе приурочены и наиболее полносомкнутые арчевники восточного склона хребта, а также арчевники укрытых от ветров местообитаний западного склона. Среди них есть разнотравно-типчаковые (с *Festuca valesiaca* Schleich.) сообщества и сообщества с участием более мезофильных *Phlomis canescens* Regel, *Lophanthus schtschurowskianus* (Regel et Schmalh.) Lipsky, *Allium elatum* Regel, *Thalictrum sultanabadense* Stapf., *Nepeta jacubi* Lipsky, *Erigeron pseudoerigeron* (Bunge) Novop. и некоторых других омброфитов.

Но арчевники при всей их значительной роли не являются единственным компонентом пояса. Немаловажную роль в нем играют трагакантниковые ценозы из видов, характерных для низших ярусов арчевников, а также трагакантниковые ценозы с видами ковылей (как выше перечисленных, так и особо характерных для верхней полосы *Stipa trichoides* P. Sm. и для нижней полосы *S. kuhitangii* Drob.), типчаком, а также многочисленными элементами крупнотравных полусаванн, прежде всего — *Ferula kuhistanica*, видами рода *Eremurus* (*E. olgae* Regel, *E. regelii* Vved., *E. turkestanicus* Regel и очень характерным для верхней полосы *E. kaufmanni* Regel), высокими тюльпанами — *Tulipa ingens* Hoog, *T. carinata* Vved., *Iris stolonifera* Maxim. и др. Петрофитным сообществам пояса присущ свой набор ведущих видов — *Erigeron leucophyllus* (Bunge) Boiss., *Potentilla tianschanica* Th. Wolf, *Rubia regelii* Pojark.; есть свои характерные виды и в гидрофильных сообществах (нигде впрочем на Кугитанге не образующих настоящих сазов).

В сущности лишь по преобладающей роли трагакантников и участию небольших фрагментов степей можно выделить на Кугитанге следующий пояс, который вполне можно рассматривать и как верхнюю полосу (третью) пояса арчевников и трагакантников. Однако выделение его имеет некоторое флористическое обоснование.

4. Пояс трагакантников и степей. Представлен в пределах водораздельного плато Кугитанга на высоте (2650) 2800—3170 м, т. е. в нижнем яйлау, по схеме Закирова. Отличия его правильно наметил Невский.

Здесь всецело господствуют трагакантниковые сообщества, прежде всего крупноподушечные сообщества *Onobrychis echidna* Lipsky, *Acantholimon erythreum*, *Scorzonera acanthoclada*, *Astragalus bobrovii* B. Fedtsch., а также *Kuhitangia popovii*, *Lagochilus nevskii* Knorr. на более низких уровнях и *Xylanthemum rupestre* (M. Pop. ex Nevski) Tzvel. — в привершинной части. Очень характерно для верхнего пояса Кугитанга развитие в трагакантниках подушковидных кустарников *Cerasus amygdaliflora* Nevski, *Rhamnus minuta* Grub. Повсеместно в трагакантниках есть и *Astragalus leiosemius*, *Arenaria griffithii*, *Platytaenia pimpinelloides* Nevski, *Aulacospermum dichotomum* (Korov.) Kljuykov, M. Pimen. et V., Tichomirov, *Cousinia glaucifolia* Kult., *C. lanata* C. Winkl. и др. Участки собственно степи почти отсутствуют, иногда встречаясь лишь по периферии особенно длительно лежащих снежников. Здесь же иногда развиваются хионофильные лу-

говины с *Cerastium cerastoides* (L.) Britt., *Ranunculus afghanicus* Aitch. et Hemsl., *R. mindschelkensis* B. Fedtsch., *Lagotis korolkovii* (Regel et Schmalh.) Maxim., *Inula rhizocephala* Schrenk, некоторые виды рода *Gagea*, *Colchicum luteum* Baker. Очень характерно наличие в верхнем поясе Кугитанга на опытных участках высокогорного злака *Stilpnophleum laguroides* (Regel) Nevski, обычно вместе с ним обитает и *Cicer macracanthum* M. Pop. Арча здесь единична — по защищенным от ветров местообитаниям или на площадках высоких обрывов восточного склона.

Описанный выше тип вертикальной поясности Кугитанга, включающий 4 пояса (и 4 полосы), ближе всего к сухим вариантам кухистанского типа поясности. Однако в Кугитанге нет даже элементов микротермных арчевников, а нижняя ступень здесь фактически горно-полупустынная. Отсутствие сколь угодно выраженной полосы с развитым чернолесьем отличает этот тип поясности и от западно-гиссарского (в бассейне Кашкадарьи) и особенно от гиссаро-дарвазского. Близкие типы поясности мы видим в Южном Памиро-Алае от Бабатага до Вахшского Каратау, но там уже нет пояса арчевников, а из-за низких высот гор отсутствуют развитые трагакантники. Но особенно близким типом поясности обладают находящиеся севернее Кугитанга горы южной части бассейна Кашкадарьи и Байсунские горы. На последних, правда, развиты пояс не только трагакантников и степей, но и вышележащий пояс криофильных пустошей и криопетрофитона. В остальном же схема принципиально сходна (хотя ранее Л. И. Попова (1950) охарактеризовала ее неверно и пояс шибляка был ею пропущен). Особенно же интересно то, что в горах Хан-Тахта и Ишек-майдан в южной части бассейна Кашкадарьи даже верхний пояс трагакантников и степей принципиально схож с таковым Кугитанга, и одно из характернейших растений его — *Astragalus bobrovii* — встречается и тут, и там. Следовательно, горы юго-западного Гиссара в целом характеризуются особым типом поясности, близким к вышеописанному в Кугитанге, и это один из доводов в пользу рассмотрения их в качестве самостоятельного округа.

ЛИТЕРАТУРА

- Агаханянц О. Е. Аридные горы СССР. М.: Мысль, 1981. 270 с. — Агаханянц О. Е., Юсуфбеков Х. Ю. Растительность западного Памира и опыт ее реконструкции. Душанбе: Дониш, 1975. 310 с. — Базилевская Н. А. Очерк растительности юго-восточных Каракумов. — Изв. Гл. бот. сада РСФСР, 1927, т. 26, ч. 2, с. 130—153. — Бочанцев В. П. Еще одна находка северных пустынных элементов во флоре юга Средней Азии. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 1, с. 94—95. — Гончаров Н. Ф. Районы флоры Таджикистана и их растительность. — В кн.: Флора Таджикистана. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 1—94. — Закиров К. З. Флора и растительность бассейна р. Зеравшан. Т. 1. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1955. 207 с. — Камелин Р. В. Кухистанский округ горной Средней Азии. — Комаровские чтения, т. 31. Л.: Наука, 1979. 117 с. — Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. М.; Ташкент: Саогиз, 1934. 480 с. — Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Изд. 2-е. Ташкент: Изд-во АН УзССР, т. 1, 1961. 452 с.; т. 2, 1962. 547 с. — Невский С. А. Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий. — В кн.: Флора и систематика высших растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, вып. 4, с. 199—346. — Неуструев С. С. Почвенно-геологический очерк Шерабадской долины: Тр. Почвен. ин-та АН СССР, 1934, вып. 5, с. 1—68. — Овчинников П. Н. О главных типах древесной растительности Таджикистана. — Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 1948, вып. 6, с. 27—29. — Овчинников П. Н. Основные черты растительности и районы флоры Таджикистана. — В кн.: Флора Тадж. ССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 9—20. — Попов М. Г. Флора пестроцветных толщ (краснопесчанниковых низкогорий) Бухары: Тр. Туркестан. науч. об-ва. Т. 1. Ташкент, 1923, с. 1—41. — Попов М. Г. Растительные высотные пояса в горах Средней Азии. — В кн.: Дневник Всес. съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 г. Л. — Изв. Гл. бот. сада РСФСР, 1928, с. 92—93. — Попов М. Г. Дикie плодовые деревья и кустарники Средней Азии. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1929, т. 22, № 3, с. 241—483. — Попова Л. И. Особенности в поясном распределении растительности юго-западных отрогов Гиссарского хребта (в пределах Байсунского р-на Сурхандарьинской обл.): Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Фрунзе, 1950. 8 с. — Adamovic L. Die Schibljak-Formation, ein wenig bekanntes Buschwerk der Balkanländer. — Engler's Bot. Jahrb., 1902 (1901), Bd 31, S. 1—29. — Adamovic L. Die Vegetationsverhältnisse der Balkanländer. — In: Vegetation der Erde, Bd 2. Leipzig, 1909, S. 1—490.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.
Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Получено 25 XII 1985.

S U M M A R Y

Long-term investigations (1978—1985) allowed to formulate the scheme of vertical zones, including 4 belts and 4 bands: mountain semidesert, shibliak and semisavanna (lower and upper bands), juniper forests and tragacanth formation (lower and upper band), tragacanth formation and steppes. The absence of microthermal juniper forest elements and of blackwoods in Kugitang and the presence of mountain-desert lower step differentiate this type of vertical belts from both West-Gissar and Gissar-Darvase types. The differences marked are characteristic of both Kugitang and the mountains of the south-west Gissar as a whole and thus can be regarded as an argument to concede them as a special region.

С О О Б Щ Е Н И Я

УДК 581.49 : 582.5/9

М. А. Баранова

О СТЕФАНОЦИТНОМ ТИПЕ
УСТЬИЧНОГО АППАРАТА ЦВЕТКОВЫХM. A. BARANOVA. ON THE STEPHANOCYTIC TYPE OF THE STOMATAL APPARATUS IN
ANGIOSPERMAE

Выделен в качестве самостоятельного стефаноцитный тип устьичного аппарата, который определяется как устьице, окруженное четырьмя или более (большая часть 5—7) слабо-дифференцированными побочными клетками, образующими розетку. Подчеркивается отличие стефаноцитных устьиц от энциклоцитных и актиноцитных. Стефаноцитные устьица отмечаются в семействах *Chloranthaceae*, *Saururaceae*, *Piperaceae*.

Одним из четырех «классических» типов устьиц, предложенных С. R. Metcalfe и L. Chalk (1950) в «Анатомии двудольных», является аномоцитный. Аномоцитный устьичный аппарат — устьице, окруженное ограниченным числом клеток, не отличающихся (как правило!) размерами или формой от остальных клеток эпидермы (Metcalfe, Chalk, 1950 : XV). По замечанию авторов, это определение не достаточно четко: оно содержит только характеристику окружающих устьице клеток и не указывает на расположение этих клеток относительно устьица, что является одним из основных признаков, положенных в основу классификации устьиц. Таким образом, аномоцитный тип представляет собой соединение различных типов или подтипов устьичного аппарата. «Ранункулоидные, или аномоцитные, устьица, — отмечают Metcalfe и Chalk, — включают ряд типов, для которых будущее исследование, вероятно, обеспечит более удовлетворительную классификацию». Один из таких типов — предложенный этими авторами актиноцитный устьичный аппарат, определяемый как «устьице, окруженное кольцом радиально расположенных клеток» (Metcalfe, Chalk, 1950 : XV). Другим выделенным из аномоцитного типом устьиц является энциклоцитный, установленный А. Я. Штрюмберг (1956). Спустя несколько лет С. A. Stace (1965), не зная о работе Штрюмберг, предложил циклоцитный тип¹ устьиц, имея в виду тот же самый тип расположения побочных клеток. Энциклоцитный, или циклоцитный, тип устьиц характеризуется узким кольцом из четырех или более побочных клеток, окружающих устьице. С целью разграничения актиноцитного и энциклоцитного типов Stace (1965) несколько изменил первоначальное определение актиноцитного типа. Он определяет его как устьице, окруженное четырьмя или более побочными клетками, которые радиально вытянуты к устьицу. Как актиноцитный, так и энциклоцитный типы рассматриваются как простые модификации аномоцитного типа (Stace, 1965 : 48). Энциклоцитные устьица встречаются во многих семействах цветковых растений (*Hamamelidaceae*, *Buxaceae*, *Chloranthaceae* и др.), тогда как «немного известно о распределении в растительном царстве актиноцитного типа» (Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973 : 80). До сих пор актиноцитные устьица отмечали у одного из представителей семейства *Ebenaceae* — *Euclea pseudebenus* E. Mey. — и некоторых членов сем. *Ancistrocladaceae* (Wilkinson, 1979). Актинотитные или более или менее

¹ Большинство зарубежных авторов, за исключением немногих (Cronquist, 1981; Узунова, Паламарев, 1985) продолжают употреблять термин «циклоцитный», игнорируя правило приоритета.

приближающиеся к ним формы устьиц, которые автор называет субактиноцитными или цикло-субактиноцитными, приводятся для некоторых видов рода *Gluta* из сем. *Anacardiaceae* (Wilkinson, 1983). Кроме того, достаточно хорошо выраженный актиноцитный тип устьичного комплекса отмечается у обнаруженного недавно в эоцене южной Австралии представителя сем. *Ebenaceae* — *Austrodiospyros cryptostoma* Basinger et Christophel (1985).

Помимо актиноцитного и энциклоцитного расположения, некоторая дифференциация клеток, окружающих замыкающие клетки, у аномоцитного устьичного комплекса проявляется в особой ориентации этих клеток относительно устьища. Если изобразить схематически такое устьище с окружающими его клетками, то получается картина, напоминающая более или менее ясно выраженную розетку. При этом клетки, составляющие розетку, очень незначительно отличаются от остальных клеток эпидермы, поэтому трудно решить, называть ли их побочными или эпидермальными клетками. Такую организацию устьичного комплекса («rosette») отмечали некоторые авторы у ряда семейств (Solereider, 1908; Metcalfe, Chalk, 1950; Pant, Banerji, 1965; Wilkinson, 1979; Баранова, 1986). Однако в работах, опубликованных до установления циклоцитного типа устьиц (Stace, 1965), под расположением окружающих устьище клеток в форме розетки часто имелся в виду энциклоцитный тип. Так, Н. Solereider (1908), представляя характеристику эпидермальных признаков сем. *Chloranthaceae*, отмечал расположение клеток, окружающих устьище, в форме розетки у одного из видов рода *Ascarina* (Solereider, 1908: 1039) и у *Hedyosmum arborescens* Swartz (Solereider, 1908 : 695). При этом в случае рода *Ascarina* Solereider называет клетки, окружающие устьища, «побочными», указывая тем самым на то, что они отличаются от остальных клеток эпидермы, в то же время у *Hedyosmum arborescens* он называет окружающие устьища клетки обычными эпидермальными клетками. Проведенное мной стоматографическое исследование сем. *Chloranthaceae* (Баранова, 1983; Баранова, 1986) показало, что у всех изученных видов рода *Ascarina* энциклоцитный тип устьичного аппарата, тогда как у многих видов рода *Hedyosmum*, помимо аномоцитных и латероцитных устьиц, наблюдались устьища, у которых окружающие их клетки образуют более или менее ясно выраженную розетку. При этом вслед за Solereider необходимо отметить, что клетки, образующие розетку у видов рода *Hedyosmum*, очень незначительно отличаются от остальных клеток эпидермы. Таким образом, под расположением окружающих устьище клеток в форме розетки Solereider имел в виду как энциклоцитное расположение, так и собственно расположение в форме розетки.

D. D. Pant и R. Banerji (1965), описывая устьища сем. *Piperaceae*, отмечают наряду с некоторыми другими типами расположение окружающих устьища клеток в форме розетки. Энциклоцитный, или циклоцитный, тип они не указывают. Несколько позднее Van Cotthem (1971) приводит для сем. *Piperaceae* в качестве одного из основных энциклоцитный тип устьиц. Проведенное мною стоматографическое исследование нескольких представителей сем. *Piperaceae* показало, что у исследованных видов рода *Piper* наблюдались как энциклоцитные устьища, так и устьища, окруженные клетками эпидермы, образующими более или менее ясно выраженную розетку. Таким образом, индийские авторы Pant и Banerji (1965), как и Solereider (1908), под устьищами, окруженными клетками эпидермы, образующими розетку, имели в виду не только такие устьища, но и энциклоцитные. Однако Н. Р. Wilkinson (1979) во 2-м издании «Анатомии двудольных», не рассматривая устьища, окруженные клетками, образующими розетку, как отдельный тип, все же разделяет семейства с энциклоцитным типом устьичного аппарата и семейства, у которых «устьища окружены более или менее ясно выраженными побочными клетками, образующими розетку» (Wilkinson, 1979 : 203). При этом клетки, составляющие розетку, она определяет как более или менее ясно выраженные побочные, тогда как другие авторы в тех же самых случаях называют их эпидермальными. Так, Wilkinson (1979) относит сем. *Saururaceae* к группе семейств, у которых устьища окружены более или менее ясно выраженными побочными клетками, образующими розетку. Metcalfe и Chalk (1950) описывают устьичный аппарат представителей сем. *Saururaceae* как устьища, окруженные эпидермальными клетками, образующими розетку, при этом они классифицируют устьища сем. *Saururaceae* как «особый»

тип² — «special» type. Следует заметить, что к «особому» типу авторы «Анатомии двудольных» относили разные типы устьиц, которые не соответствовали ни одному из известных в то время пяти типов устьичного аппарата, т. е. «особый» тип — это не какое-то определенное расположение побочных клеток вокруг устьица, а условное обозначение разных типов организации побочных клеток, отражающее соответствующий тому времени уровень стоматографических исследований.

Solereider (1908 : 1037) использовал термин «соседние» для клеток, окружающих устьица у одного из представителей сем. *Saururaceae* — *Anemopsis californica* Hook. — «устьица *A. californica* окружены 4—6 соседними клетками», а, как известно, соседние клетки — это клетки, прилегающие к замыкающим клеткам и не отличающиеся по форме и структуре от остальных клеток эпидермы. Проведенное мною исследование сем. *Saururaceae* показало, что, действительно, иногда трудно отличить клетки, окружающие устьица, от остальных клеток эпидермы, как например, у *Saururus chinensis* (Lour.) Batt. и *Anemopsis californica*. Однако аномоцитными эти устьица назвать нельзя из-за особой ориентации относительно устьиц окружающих их клеток, образующих более или менее ясно выраженную розетку (табл. I, 1, 2). Подобные устьица я наблюдала, кроме сем. *Saururaceae*, у сем. *Piperaceae* (род *Piper*) и сем. *Chloranthaceae*³ (многие виды рода *Hedyosmum*, табл. II, 1—6; табл. III, 1, 2; табл. IV, 1, 2). От энциклоцитного типа устьичного аппарата рассматриваемые устьица отличаются тем, что окружающие их клетки не образуют узкого кольца, а от актиноцитного — тем, что клетки, их окружающие, не вытянуты радиально к устьицам, точнее: некоторые окружающие клетки, главным образом латеральные, могут быть вытянуты к устьицам, тогда как полярные (или одна из них) часто расположены под прямым углом к устьичной щели и замыкающим клеткам (табл. II, 1, 2, 6; табл. III, 1, 2; табл. IV, 1, 2), что совершенно не соответствует определению актиноцитного типа. Этот тип устьичного аппарата занимает как бы промежуточное положение между энциклоцитным и актиноцитным типами, причем клетки, окружающие устьица, у этого типа можно определить как слабодифференцированные побочные клетки. Таким образом, известные термины, используемые для определения типов устьичного аппарата, не являются удовлетворительными в применении к устьицам, составляющим огромное большинство у нескольких изученных видов семейств *Saururaceae* (*Anemopsis*, *Saururus*), *Piperaceae* (*Piper*) и особенно 13 видов рода *Hedyosmum* (сем. *Chloranthaceae*), и это привело меня к мысли о необходимости выделения еще одного типа устьичного аппарата. Близость выделяемого типа к энциклоцитным и актиноцитным устьицам (отличие между ними состоит только в форме и степени выраженности побочных клеток) не противоречит установлению нового самостоятельного типа, а является лишним подтверждением замечания, высказанного ранее авторами «Анатомии двудольных» (1950 : XV): «it should be realised that the various types tend to merge into one another» (следует иметь в виду, что различные типы имеют тенденцию переходить друг в друга).

Для определения устьиц с побочными клетками, расположенными вокруг них в форме розетки, здесь предлагается термин «стефаноцитный» — «stephanocytic» от греческого *στέφανος*, что означает «венок», «венец». Стефаноцитный тип можно определить как устьице, окруженное четырьмя или более (большей частью 5—7) слабодифференцированными побочными клетками, образующими розетку. Помимо упомянутых выше семейств, где были обнаружены стефаноцитные устьица (*Saururaceae*, *Piperaceae*, *Chloranthaceae*), к стефаноцитному типу, по моему мнению, следует отнести устьица некоторых видов рода *Gluta* (сем. *Anacardiaceae*), которые автор классифицирует как субактиноцитные и циклоцитные, если судить по схематическому изображению, приводимому ею

² Устьица многих семейств, рассматриваемые Metcalfe и Chalk (1950) как «особый» тип, последующие исследователи стали классифицировать как энциклоцитные и латероцитные.

³ Сем. *Chloranthaceae* отсутствует в приводимом Wilkinson (1979) списке семейств, у которых устьица окружены более или менее ясно выраженными побочными клетками, образующими розетку.

(Wilkinson, 1983 : 384, fig. 25D). Устьица некоторых видов рода *Hedyosmum*, ранее относимые мной (Баранова, 1983; Баранова, 1986) к актиноцитным или переходным между актиноцитными и аномоцитными, следует также классифицировать как стефаноцитные. Это еще раз подтверждает замечание Metcalfe и Chalk (1950 : XV), что в некоторых случаях трудно решить вопрос, как правильно классифицировать устьица. На это же указывают многие переходные формы между различными типами устьиц, часть из которых благодаря выделению стефаноцитного типа получили более точное определение.

Термин «стефаноцитный» предложен Н. Н. Забинковой и М. Э. Кирпичниковым. Выражаю им искреннюю благодарность. Также мне хотелось бы поблагодарить А. Л. Тахтаджяна, А. Кронквиста за ценные советы. Благодарю С. Г. Жилина за поддержку идеи выделения нового стоматотипа.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранова М. А. Сравнительно-стоматографическое исследование сем. *Chloranthaceae*. — В кн.: Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986, с. 12—19. — Узунова К. Г., Паламарев Е. Х. Исследоване на листния епидермис на балканските представители на семейство *Fagaceae* Dumort. II. *Quercus* L. (подродове *Sclerophyllodrys* Schwarz и *Cerris* (Spach) Oersted). — Фитология, 1985, 29, с. 3—20. — Штрюмберг А. Я. К вопросу о классификации устьичных типов в листьях двудольных растений. — В кн.: Тр. Тбилис. н.-и. хим.-фарм. ин-та, 1957, кн. 8, с. 51—67. — Baranova M. On the laterocytic stomatotype in angiosperms. — Brittonia, 1983, vol. 35, N 1, p. 93—102. — Basinger J. F., Christophel D. C. Fossil flowers and leaves of the *Ebenaceae* from the eocene of southern Australia. — Canad. J. Bot., 1985, vol. 63, N 10, p. 1825—1843. — Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia Univ. Press, 1981. 1262 p. — Fyris-Claesens E., Van Cotthem W. A new classification of the ontogenetic types of stomata. — Bot. Rev., 1973, vol. 39, N 1, p. 71—138. — Metcalfe C. R., Chalk I. Anatomy of the dicotyledons, 2 vols. London: Oxford Univ. Press, 1950. 1500 p. — Pant D. D., Banerji R. Structure and ontogeny of stomata in some *Piperaceae*. — J. Lin. Soc. Bot. (London), 1965, vol. 59, N 378, p. 223—228. — Solereder H. Systematic anatomy of the dicotyledons. London: Oxford Univ. Press, 1908, vol. 2, p. 645—1182. — Stace C. A. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. — Bul. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot., 1965, vol. 4, N 1, p. 1—78. — Van Cotthem W. R. J. Vergleichende morphologische Studien über Stomata und eine neue Klassifikation ihrer typen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1971, Bd 84, Hf. 3/4, S. 141—168. — Wilkinson H. P. The plant surface (mainly leaf). — In: Anatomy of the dicotyledons / Ed. by C. R. Metcalfe, L. Chalk. Second ed. vol. 1. Oxford: Clarendon Press, 1979, p. 97—165. — Wilkinson H. P. Leaf anatomy of *Gluta* (L.) Ding Hou (*Anacardiaceae*). — Bot. J. Lin. Soc., 1983, vol. 86, N 4, p. 375—403.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 VI 1986.

УДК 582.579+581.9(47)

Бот. журн., т. 72, № 1

В. М. Доронькин

О РОДЕ *SISYRINCHIUM* (*IRIDACEAE*) ВО ФЛОРЕ СССР

V. M. DORONKIN. ON THE GENUS *SISYRINCHIUM* (*IRIDACEAE*) IN THE FLORA OF THE USSR

В результате критической обработки гербарного материала по роду *Sisyrinchium* установлено, что на территории СССР произрастает *S. septentrionale*, а не *S. montanum*, как считалось ранее.

Североамериканский род *Sisyrinchium* L. насчитывает 100 видов («А dictionary...», 1973). На территории СССР впервые представители этого рода были обнаружены в окрестностях г. Москвы и определены как *S. angustifolium* Mill. (Кречетович, 1935), под этим же названием они вошли во «Флору СССР» (Федченко, 1935). Позднее тот же вид был выявлен и в других пунктах СССР и обычно определялся как *S. angustifolium* (Фомин, Бордзіловський, 1950; Леонидов,

1952; Попов, 1953, 1957; Воробьев, 1966; Ворошилов, 1966, 1982) или *S. bermudiana* L. (Миняев, Цвелев, 1965; Скворцов, 1966; Цвелев, 1970; Расиньш, 1975; Пешкова, 1979).

Критический просмотр европейских представителей рода *Sisyrinchium* произвел R. Ingram (1967, 1980). По его мнению, в Европе произрастают 3 вида: *S. bermudiana* (= *S. angustifolium*), *S. montanum* Greene, *S. californicum* (Ker-Gawl.) Ait. fil. Следуя ему, Н. Н. Цвелев (1979) отнес растения из европейской части СССР к *S. montanum*, указав, что для *S. angustifolium* характерны более крупные общие размеры растения и обычно разветвленные соцветия, а для *S. californicum* — более мелкие размеры коробочек и иная окраска околоцветника (у *S. californicum* она желтая). Ряд авторов (Воробьев, 1982; Нечаева, 1984) дальневосточные растения этого рода также относят к *S. montanum*. Впервые для Сибири представитель этого рода под названием *S. angustifolium* был отмечен в Бурятской АССР у ст. Танхой, на южном побережье оз. Байкал (Попов, 1953), позднее по р. Шумилихе на Баргузинском хр. (Пешкова, 1979) и в Иркутской обл. на р. Малая Мангалы.

Опираясь на исследования А. Cholewa и D. Henderson (1984) и ревизию гербарных материалов, мы выяснили, что сибирские растения отличаются от *S. montanum* и принадлежат к другому близкому виду *S. septentrionale* Bicknell. Этот вид распространен в Скалистых горах на северо-западе США (штат Вашингтон) и на юго-западе Канады (штаты Альберта и Британская Колумбия). Различия между *S. montanum* и *S. septentrionale*, согласно обработке вышеуказанных авторов, нами сведены в таблицу и для сравнения приведены морфологические данные сибирских растений.

Морфологические различия *S. montanum* и *S. septentrionale*

Признак	<i>S. montanum</i>	<i>S. septentrionale</i>	Сибирские растения
Высота растения (см)	40—45	До 30	11—31
Ширина листа (мм)	(1.4) 1.8—3	1—2.3	1—2
Край листа	Мелкозубчатый	Цельный	1—2
Толщина стебля (мм)	1.5—3	1—1.9	
Прицветники:			
а) внешний размер (мм)	(35) 40—76	24—55 (62)	28—49
ширина над верхушкой внутреннего прицветника	(0.7) 1—2.2	(0.7) 1—1.6	1—1.5
б) внутренний размер (мм)	14—32 (49)	(12) 15—23	15—22
основание	Вздутое	Не вздутое	
Число цветков в соцветии	1—7	1—5	
Верхушка отгиба околоцветника	С неглубокой выемкой, иногда закругленная	Закругленная или слегка выемчатая	
Величина коробочки (мм)	(3.2) 4—6.8	2.7—5	4—5

Просмотр эксикат Гербария флоры СССР (Цвелев, 1970, n° 5006) и учет вышеуказанных литературных источников также убеждают нас в том, что на территории СССР произрастает только *S. septentrionale*.

S. septentrionale Bicknell, 1899, Bull. Torrey Bot. Club, 26 : 452; Cholewa and Henderson, 1984, Brittonia, 36, 4 : 359. — *Bermudiana septentrionalis* (Bicknell) Lunell, 1915, Amer. Midl. Naturalist, 4 : 242. — *Sisyrinchium montanum* auct., non Greene : Ingram, 1967, Watsonia, 6 : 283; Цвелев, 1979, Фл. европ. части СССР, 4 : 308; Ingram, 1980, Fl. Europ. 5 : 86; Воробьев, 1982, Определ. сосуд. раст. окр. Владивостока : 185; Нечаева, 1984, Комаровские чтения (Владивосток), 31 : 59. — *S. angustifolium* auct., non Mill. — *S. bermudiana* auct., non L.

Т и п: Канада (Albertia : Natl. Park near Banff, 51°11' N, 115°34' W, 8 VII 1891).

И с с л е д о в а н н ы е э к з е м п л я р ы. Европейская часть СССР: Ленинградская обл., Тосненский р-н, между городами Любань и Чудово к востоку от ж.-д. ст. Трубноково, на лесном лугу, 18 VI 1967, Т. Колесникова, Н. Цвелев, exs. n° 5006. Сибирь: Бурятская АССР, оз. Байкал, юго-восточный

берег, у пос. Танхой, болотце, 24 VII 1952, Л. В. Бардунов, И. И. Андреева; Бурятская АССР, северо-восточное побережье оз. Байкал, ср. течение р. Шумилихи, левый склон долины, в субальпийском поясе (у верхней границы леса), на каменистом ССВ склоне 16—18°, в травяно-бадановом пихтаче, 13 VIII 1963, Л. Н. Тюлина; Бурятская АССР, южное побережье оз. Байкал, район р. Перемной, р. Селенгушка, в нижнем течении, в лесном поясе на месте вырубki леса, вдоль дороги, 27 VI 1973, А. А. Киселева, Н. Коваленко; п° 506; Иркутская обл., южное побережье оз. Байкал, район р. Хара-Мурин, в лесном поясе в нижнем течении р. Малой Мангалы, на лугу, 14 VII 1974, А. А. Киселева, Н. Власова, п° 429, 420.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П. Сем. *Iridaceae* Juss. — Касатиковые, Ирисовые. — В кн.: Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966, с. 128—129. — Воробьев Д. П. Определитель сосудистых растений окрестностей Владивостока. Л.: Наука, 1982. 254 с. — Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — Кречетович Л. М. Узколистная голубоглазка в окрестностях Москвы. — Сов. бот., 1935, № 3, с. 51—67. — Леонидов Ю. М. Случай появления *Sisyrinchium angustifolium* Mill. во Владимирской области. — Бот. журн., 1952, т. 37, № 4; с. 535—537. — Миняев Н. А., Цвелев Н. Н. Список вновь найденных и пропущенных видов для I—IV выпусков «Флоры Ленинградской области». — В кн.: Флора Ленинградской области. Т. 4. Л.: ЛГУ, 1965, с. 325—328. — Нечаева Т. И. Адвентивная флора Приморского края. — В кн.: Комаровские чтения, Вып. 31. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984, с. 46—88. — Пешкова Г. А. Семейство *Iridaceae* — Ирисовые. — В кн.: Флора Центральной Сибири. Т. 1. Новосибирск: Наука, 1979, с. 230—234. — Понов М. Г. *Sisyrinchium angustifolium* Mill. в Прибайкалье. — Бот. журн., 1953, т. 38, № 5, с. 742. — Понов М. Г. Флора Средней Сибири. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 554 с. — Расиньш А. Современные высшие сосудистые растения. — В кн.: Ботанические исследования в Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1975, с. 7—14. — Скворцов А. К. Сем. *Iridaceae* — Касатиковые. — В кн.: Ворошилов В. Н., Скворцов А. К., Тихомиров В. Н. Определитель растений Московской области. М.: Наука, 1966, с. 118—119. — Федченко Б. А. Род Сисюрихний — *Sisyrinchium* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 4. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 37—38. — Фомин О. В., Борзиковский Г. Г. Родина Півнікові — *Iridaceae* Lindl. — В кн.: Флора УРСР. Т. 3. Київ: Вид-во АН УРСР, 1950, с. 276—312. — Цвелев Н. Н. Сем. *Iridaceae* Juss. — Касатиковые. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1979, с. 292—311. — Цвелев Н. Н. *Sisyrinchium bermudiana* L. (n° 5006). — В кн.: Список растений Гербария флоры СССР. Т. 18. Л.: Наука, 1970, с. 62. — *A dictionary of flowering plants and ferns.* / Ed. A. H. K. Shaw. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1973. 1245 p. — Cholewa A. F., Henderson D. M. Biosystematics of *Sisyrinchium* section *Bermudiana* (*Iridaceae*) of the Rocky Mountains. — *Brittonia*, 1984, vol. 36, N 4, p. 342—363. — Ingram R. On the identity of the Irish population of *Sisyrinchium*. — *Watsonia*, 1967, N 6, p. 283—289. — Ingram R. *Sisyrinchium* L. — In: *Flora Europaea*. Vol. 5. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1980, p. 86—87.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 25 II 1986.

УДК 581.675 (571.6)

Бот. журн., т. 72, № 1

К. П. Уланова, С. А. Волкова, П. Г. Горовой

РОД *МИЯКЕА* (*RANUNCULACEAE*) ВО ФЛОРЕ ДАЛЬНОГО ВОСТОКА

K. P. ULANOVA, S. A. VOLKOVA, P. G. GOROVY. THE GENUS *MIYAKEA* (*RANUNCULACEAE*) IN THE FLORA OF THE FAR EAST

Изучение первоописания, морфологических признаков, распространения и кариотипа позволило установить отличительные признаки родов *Miyakea* и *Pulsatilla*. В кариотипе *Miyakea integrifolia* у пары хромосом VIII обнаружены 2 спутника точечного типа. Приводятся новые данные о местонахождениях эндемичного рода на о. Сахалине.

Во флоре южной части советского Дальнего Востока имеются только два эндемичных рода — *Microbiota* Kom. и *Miyakea* Miyabe et Tatewaki. Ареал хорошо обособленного рода *Microbiota* из сем. *Supressaceae* ограничен высоко-

горьями Сихотэ-Алиня, и самостоятельность этого таксона, имеющего некоторые общие черты с родами *Thuja* L. и *Biota* (D. Don) Endl., пока у флористов и систематиков не вызывает сомнений. Распространение единственного эндемичного для о. Сахалина рода *Miyakea* из сем. *Ranunculaceae* не выходит за пределы Восточно-Сахалинских гор. Обособленность рода *Miyakea* до сих пор считается спорной. Этот монотипный род с видом *M. integrifolia* описан в 1935 г. по сборам Н. Иноуэ (в мае 1934 г.) японскими ботаниками К. Miyabe и М. Tatewaki и назван в честь коллектора Т. Miyake, изучавшего вместе с К. Miyabe флору о. Сахалина.

В ботанической литературе по Восточной Азии и о. Сахалину отражены две тенденции в трактовке рода *Miyakea*. Этот таксон признавался самостоятельным родом (Sugawara, 1939; Мицусаки, 1941; Кабанов, 1947; Толмачев, 1950, 1959, 1974; Егорова, 1968, 1969, 1974, 1977; Черняева, Егорова, 1968; Горовой, 1974; Черепанов, 1981) или рассматривался как вид рода *Pulsatilla* Mill. (Ворошилов, 1966, 1982, 1985; Зиман, 1984) со ссылкой на первоописание этого вида, где «*Pulsatilla integrifolia* Tatewaki et Ohwi, mss.» значителен в синонимах при *Miyakea integrifolia* Miyabe et Tatewaki sp. nov. При описании специфики флоры Сахалина М. Г. Попов (1951 : 383) признает родовую самостоятельность *Miyakea*, но отмечает, что мякея «впрочем, очень близкий к роду *Pulsatilla*, отличный от него только оригинальными цельными листьями, а не по цветку или плоду; вероятно, его в широком, мировом плане можно считать за секцию рода *Pulsatilla*».

Во «Флоре СССР» род *Miyakea* отсутствует. В отечественной литературе есть только фрагментарные сведения о морфологии этого рода и вида (Ворошилов, 1966, 1982; Егорова, 1968, 1969, 1974; Харкевич, Качура, 1981). Иллюстрации мякеи представлены фотографиями гербарных экземпляров (Miyabe, Tatewaki, 1935), живых растений (Мицусаки, 1941; Егорова, 1968, 1977) или рисунками общего вида растений без деталей строения цветка и плода (Sugawara, 1939; Егорова, 1974; Харкевич, Качура, 1981). Ограниченность сведений о деталях морфологического строения, вероятно, не позволяла авторам публикаций о мякеи обоснованно отстаивать мнение о самостоятельности рода или о включении его в род *Pulsatilla*. Распространение мякеи отражено в сообщениях о нескольких местонахождениях вида (Miyabe, Tatewaki, 1935; Толмачев, 1950, 1959; Егорова, 1969) и изображениях его ареала на картосхемах с 4 (Горовой, 1974; Толмачев, 1974) или 3 (Харкевич, Качура, 1981) точками. Места произрастания мякеи указаны на картах по одним и тем же гербарным образцам, однако опубликованные крупномасштабные картосхемы ареала весьма приблизительно по точности местонахождений растений и различаются между собой. На картосхеме с 3 точками (Харкевич, Качура, 1981 : 143) очевидно и наглядно показана область распространения вида в средней части Сахалина, однако в тексте о мякеи (Харкевич, Качура, 1981 : 146) эта территория отнесена к «южной части острова (Восточно-Сахалинский хребет)».

При изучении таксономии дальневосточных видов рода *Pulsatilla* s. l. мы предприняли попытку исследовать морфологические признаки рода *Miyakea* на основании анализа гербарных материалов (ЛЕ, МНА, VLA, Гербарий Тихоокеанского института биоорганической химии ДВНЦ АН СССР) и изучения живых растений. Кариологическое исследование проведено с целью сравнения кариотипа *M. integrifolia* с опубликованными материалами о кариотипах видов рода *Pulsatilla* (Карташова, Малахова, 1972; Пунина, Гриф, 1984).

Ниже приводятся описания и цитируемая литература рода *Miyakea* и вида *M. integrifolia*.

Miyakea Miyabe et Tatewaki, 1935, Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14, 1 (Contr. Fl. North. Jap. V): 2; Е. Егорова, 1974, Опред. высш. раст. Сах. и Курил. о-вов: 168. — Мякея.

Многолетнее каудексальное растение. Листья прикорневые, цельные, вечнозеленые. Цветоносная стрелка выходит из розетки прикорневых листьев; обертка приближена к верхушечному цветку. Листочков околоцветника 6 (в первоописании отмечено, что лепестковидных чашелистиков 6, а лепестки отсутствуют). Тычинки короче листочков околоцветника, наружные стерильные. Плоды с одним повислым семенем и бороздчато опушены по всей длине.

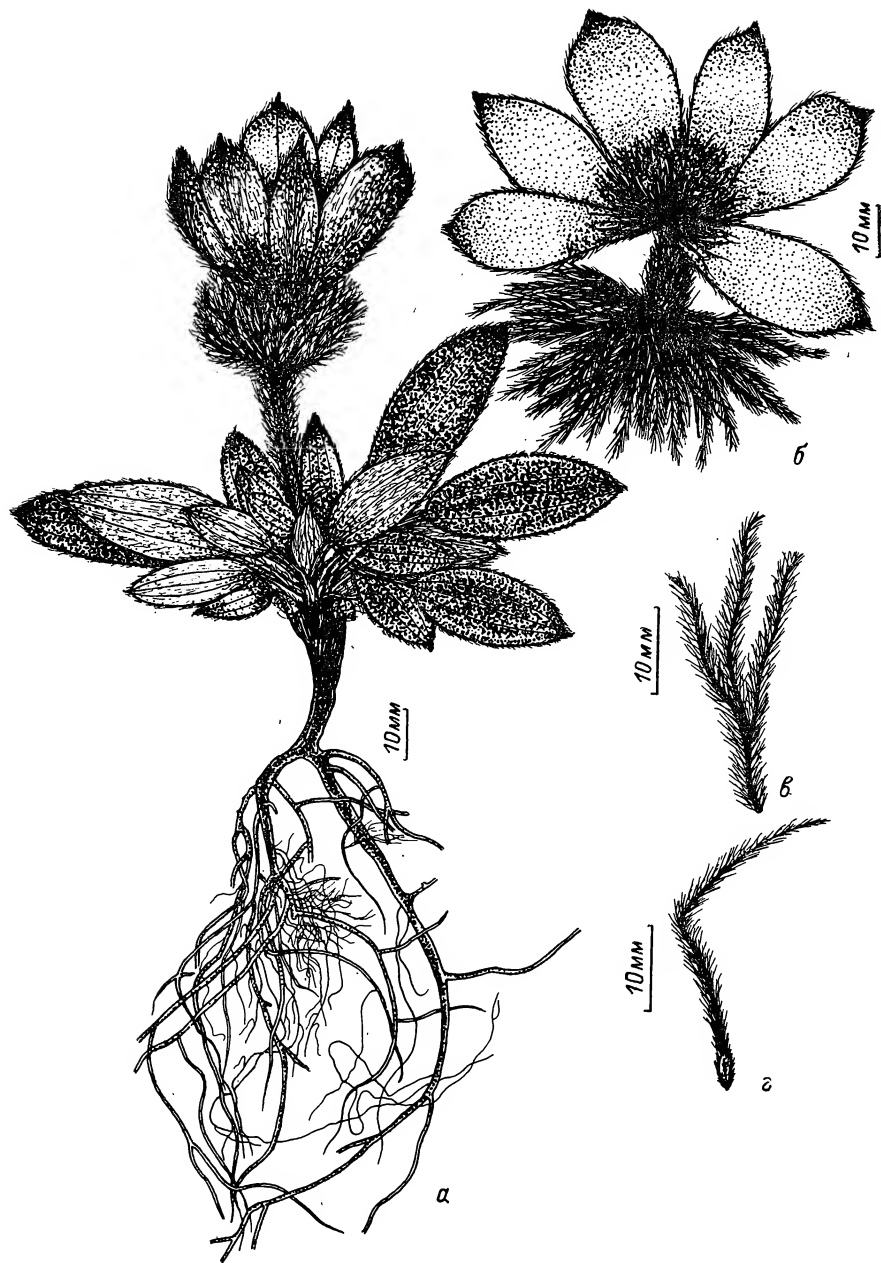
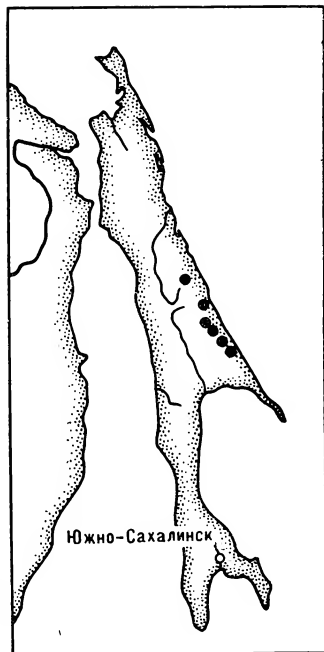


Рис. 1. *Miyakea integrifolia*.

а — общий вид растения, б — цветок в развернутом виде, в — лист обертки, г — плод.

Авторы рода считают, что род *Miyakea* проявляет близкое родство с родом *Pulsatilla* в строении обертки и цветка, но эти роды бесспорно отличаются по строению прикорневых листьев, которые у мякеи простые, цельнокрайные и вечнозеленые. С. Н. Зиман (1984 : 21) на основании изучения морфолого-анатомических признаков протрелов отмечает, что у рода *Miyakea* «двойной околоцветник, листья прицветного покрывала образуют трубку вокруг цветоноса и состоят из линейно-ланцетных сегментов», и поэтому предлагает (считает целесообразным) включить этот род в род *Pulsatilla* (в секцию *Pulsatilla*).

Описание *Miyakea integrifolia*, приводимое ниже, составлено на основании первоописания, изучения гербарных образцов, живых растений в природе и при культивировании.



Miyakea integrifolia Miyabe et Tatewaki, 1935, Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14, 1: 2, fig. 1; Sugawara, 1937, Pl. Saghal.: 180; id. 1939, Ill. Fl. Saghal. 2: 921, tab. 429; Мицусаки, 1941, Горная растит. Сахал. 1: 17; рис. 1 (яп. яз.); Толмачев, 1950, Бот. журн. 35: 348; он же, 1974, Введ. геогр. раст.: 154, рис. 62; Е. Егорова, 1968, Тр. Сах. компл. научн.-исслед. ин-та, 19 (Раст. и факторы внешн. среды): 161; она же, 1969, Вопр. ботан. на Дальн. Вост.: 137, рис. 1; она же, 1974, Опред. выпш. раст. Сахал. и Курил. о-вов: 174, табл. 34, 1; она же, 1977, Дикорастущ. декорат. раст. Сахал. и Курил. о-вов: 126, рис. 21; Горовой, 1974, Эндем. высокогорн. раст. сев. Азии (Ареал, 2): 37, 170; Харкевич, Качура, 1981, Редкие виды раст. сов. Дальн. Вост.: 146, рис. 238, 243; Черепанов, 1981, Сосуд. раст. СССР: 422. — *Pulsatilla integrifolia* Tatewaki et Ohwi ex Miyabe et Tatewaki, 1935, l. c. 14, 1: 2 (mss., in syn.); Воронш. 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 206, он же, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 276; он же, 1985, Флористич. исслед. в разн. районах СССР: 169 sub *P. integrifolia* (Miyabe et Tatewaki) Worosch. — Миякея цельнолистная (рис. 1).

Корень стержневой с расщеплениями, 6—30 см дл., 0.2—0.9 см в диам. (у основания), часто многоглавый (с каудексом). Стебель во время цветения 8—12 см выс., при созревании плодов достигает 20—25 см выс. Листья прикорневые, собраны в розетку; черешки 1—1.5 см дл., у основания расширенные и сильно опушенные; под листовой пластинкой опушение менее густое; листовые пластинки кожистые, цельные, цельнокрайные, продолговатые, с остроконечной верхушкой, 3—5 см дл. и 1.5—2 см шир., с верхней стороны голые, с сильно вдавленными (погруженными) 3—5 жилками, снизу шелковисто опушенные. Обверточный лист во время цветения находится под цветком, при плодоношении — около середины стебля, дланевидносложный, многораздельный, с узкими (до 1 мм шир.) густоворсистыми долями. Цветок полураскрытый, 5—6 см в диам., листочков околоцветника 6, сирнево(лилово)-голубоватых, продолговатых или яйцевидно-продолговатых, остроконечных, 3—4 см дл. и 1.2—1.8 см шир., с внутренней стороны коротко опушенных, снаружи мохнатых. Плоды 0.4—0.5 см дл., с длинными (до 5 см) столбиками (плоды хвостатые), покрытыми оттопыренными (бородами) белыми волосками. Цветет в мае, зрелые плоды в июне—июле. При культивировании в Южно-Сахалинске миякея цветет во второй половине апреля.

Т и п: «о. Сахалин, около 50° с. ш. («Upper Asase»), N. Inouye, 22 V 1934 (SAP). Образцы *M. integrifolia*, впервые собранные N. Inouye, были подарены S. Sugawara, который послал их Miyabe и Tatewaki для исследования.

Все известные места сборов миякеи находятся на территории Восточно-Сахалинского хребта (рис. 2). Произрастание ее в высокогорьях на водоразделе рек Мелкой и Пиленги отмечено Sugawara (1937) и К. Фунасаки (1941). А. И. Толмачев (1950) обнаружил миякею на горе Лопатина, где она довольно обычна на открытых каменистых участках по южным склонам выше 1300 м над ур. м. На водоразделе р. Богатой в отрогах Восточно-Сахалинского хребта (горы Заячья и Гребенка) *M. integrifolia* растет рассеянно на каменистых участках у вершин этих небольших гор (350—450 м над ур. м.). Немногочисленные группы миякеи отмечены также для гольцов горы Дикой (510 м над ур. м.) в 10 км западнее пос. Пограничное Смирныховского р-на (Егорова, 1968; Черняева, Егорова, 1968). Сборы плодоносящих растений рода *Miyakea* проведены нами 23—24 VII 1984 на каменистой вершине горы Дикой, где они растут среди единичных экземпляров *Pinus pumila* (Pall.) Regel, *Betula midendorffii*

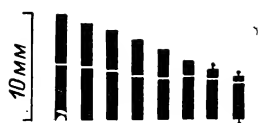


Рис. 3. Идиограмма гаплоидного набора метафазных хромосом *Miyakea integrifolia*.



Рис. 4. Метафазная пластинка *Miyakea integrifolia*.

Trautv. et Mey., *Spiraea betulifolia* Pall., *Ledum macrophyllum* Tolm., *Aquilegia parviflora* Ledeb., *Peucedanum deltoideum* Makino ex Yabe, *Tilingia ajanensis* Regel et Til. и небольших куртин *Vaccinium vitis-idaea* L.

Приведенные выше сведения о распространении и экологии *Miyakea integrifolia* показывают, что этот вид приурочен к каменистым россыпям и считается высокогорным (гольцовым). В мае 1985 г. В. В. Бельков, принимавший участие в маршруте на гору Дикую вместе с К. П. Улановой и В. А. Микулиной в июне 1984 г., обнаружил популяции мяккеи в долине р. Лангери (в 30—35 км от устья) и в долине р. Малые Лангери (от верховий до места впадения ее в р. Лангери). Здесь мяккея довольно обычна и растет на старых гарях среди молодого леса на высоте 20—50 м над ур. м. Произрастание вне высокогорий, наличие разновозрастных популяций и участков с молодыми растениями указывают на экологическую пластичность и возможность успешной интродукции этого весьма декоративного (Егорова, 1977) ранневесеннего растения.

Кариологические исследования *M. integrifolia* проведены на препаратах кончиков корней проростков семян, собранных Улановой и Микулиной 23—24 VII 1984 на горе Дикой. Семена проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге при комнатной температуре. Появление корней происходило на 15—20-й день у 90 % семян. Для предобработки использовали 0.25 %-ный раствор колхицина в течение 2 ч, затем проростки фиксировали смесью Карнуа (6 : 3 : 1) и окрашивали по Фельгену реактивом Шиффа с предварительным гидролизом в течение 20 мин. Кончики корней раздавливали в 45 %-ной уксусной кислоте. Препараты заключали в канадский балзам после проводки через ряд спиртов. Метафазные пластинки зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-7. Для характеристики кариотипа измеряли хромосомы 10 метафазных пластинок. Средняя ошибка измерений составляет ± 2.4 %. Типы хромосом классифицировали по системе, предложенной Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифом (1982). Параметры кариотипа представлены в таблице, и на их основе построена идиограмма (рис. 3).

Диплоидное число хромосом $2n=16$ для *Miyakea* определено впервые. Кариотип (рис. 4) представлен пятью парами крупных метацентрических,

Параметры метафазных хромосом *Miyakea integrifolia*

Хромосомные пары	Длина плеч, мкм	Общая длина хромосомы, мкм	Относительная длина, %	1°	Длина гаплоидного набора, мкм
I	5.14+4.49	9.63	18.35	46.63	52.48
II	4.91+3.96	8.87	16.90	44.64	
III	4.46+3.69	8.15	15.53	45.28	
IV	3.79+3.06	6.85	13.05	44.67	
V	3.66+2.41	6.07	11.57	39.70	
VI	3.84+1.21	5.05	9.62	23.96	
VII	3.52+0.78 *	4.30	8.19	18.14	
VIII	* 3.20+0.36 *	3.56	6.78	10.11	

* Хромосомы со спутниками.

Рис. 5. Спутничные хромосомы VIII пары из разных хромосомных наборов *Miyakea integrifolia*.



двумя парами субметацентрических и одной парой акроцентрических хромосом. Для VII и VIII пар характерно наличие маленьких спутников точечного типа. У VIII пары имеются два спутника. Длина спутничной нити у гомологов VIII пары хромосом часто неодинакова, т. е. в кариотипе рода *Miyakea* проявляется гетероморфизм спутников (рис. 5). Сравнение данных о диплоидном числе хромосом и кариотипов рода *Miyakea* и видов рода *Pulsatilla* (Пунина, Гриф, 1984) при одном и том же $2n=16$ и наличии пяти пар метацентрических хромосом показывает только некоторые общие черты и родство этих родов при различии их кариотипов. Обнаружение двух спутничных хромосом в кариотипе *Miyakea*, возможно, будет причиной более детального исследования кариотипов *Pulsatilla*, так как это редкое явление и мелкие размеры спутников, возможно, ускользали от внимания исследователей.

Обособленность морфологии *Miyakea* (листья, цветки, семянки с изогнутыми столбиками), кариотипа и необычный для флоры Дальнего Востока ареал позволяют считать этот таксон самостоятельным родом. При просмотре гербариев и изучении литературы нам пока не удалось найти среди известных представителей рода *Pulsatilla* или близких родов стран Восточной Азии и Северной Америки вид, который бы имел строение, близкое к *Miyakea*. Во флоре о. Сахалина это явление (отсутствие близких видов на смежных территориях) характерно не только для *Miyakea*. Сахалинские эндемики *Stenanthium sachalinense* Fr. Schmidt, *Melandrium sachalinense* (Fr. Schmidt) Kudo, *Draba sachalinensis* Fr. Schmidt, *Astragalus sachalinensis* Bunge, *Eritrichium sachalinense* M. Pop., *Lonicera tolmachevii* Rojark. резко отличаются от других видов тех родов, к которым они принадлежат. Не исключено, что для этой группы растений и для реликтового рода *Miyakea* характерны дизъюнкции, подобные тем, которые присущи родам *Megadenia*, *Panax*, *Jeffersonia*, *Caulophyllum*, *Diphylleia*, *Macropodium*, в которых в настоящее время родственные виды произрастают на значительном удалении от южной части Дальнего Востока.

Авторы выражают благодарность В. В. Белькову, Г. И. Таранухе, С. И. Сионову, В. А. Микулиной за помощь в сборе гербария во время экспедиций и А. М. Черняевой за консультации при организации поездок в места произрастания *Miyakea integrifolia*.

ЛИТЕРАТУРА

- Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1280—1284. — Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — Ворошилов В. Н. Сдискос сосудистых растений советского Дальнего Востока. — В кн.: Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985, с. 139—199. — Горовой П. Г. *Miyakea integrifolia* Miyabe et Tatew. — В кн.: Эндемичные высокогорные растения северной Азии. Новосибирск: Наука, 1974, с. 34, 170. — Егорова Е. М. К характеристике эндемической флоры Сахалина. — В кн.: Растения и факторы внешней среды: Тр. СахКНИИ СО АН СССР, 1968, вып. 19, с. 160—168. — Егорова Е. М. Новые местонахождения *Miyakea integrifolia* Miyabe et Tatew. — В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. К 100-летию со дня рождения акад. В. Л. Комарова. Владивосток, 1969, с. 137—140. — Егорова Е. М. Род *Miyakea* Miyabe et Tatew. — Миякея. — В кн.: Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. М.: Наука, 1974, с. 174—176. — Егорова Е. М. Дикорастущие декоративные растения Сахалина и Курильских островов. М.: Наука, 1977. 255 с. — Зиман С. Н. Морфологическая эволюция семейства лютиковых (*Ranunculaceae*): Автореф. дис. . . докт. биол. наук. Киев, 1984. 48 с. — Кабанов Н. Е. Состав и происхождение флоры Сахалина: Автореф. дис. . . докт. биол. наук. Л., 1947. 37 с. — Карташова Н. Н., Малахова Л. А. Сравнительно-кариологическое исследование видов рода *Pulsatilla* из разных популяций. — Цитология и генетика, 1972, т. 6, № 5, с. 442—445. — Мицусакки Г. Горная растительность Сахалина. Т. 1. 1941. 126 с. (на яп. яз.). — Попов М. Г. Краткий анализ флоры цветковых растений Сахалина. — Бот. журн., 1951, т. 36, № 4, с. 376—387. — Пунина Е. О., Гриф В. Г. Кариосистематическое исследование видов и естественных гибридов рода *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*) в Ленинградской области. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 12, с. 1673—1678. — Толмачев А. И. О высоко-

горной флоре горы Лопатина (о. Сахалин). — Бот. журн., 1950, т. 35, № 4, с. 343—354. — Толмачев А. И. О флоре острова Сахалина. Комаровские чтения, вып. 12. Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 3—103. — Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — Фунасики К. Высокогорные растения южного Сахалина. I. Токио, 1941. (на яп. яз.). — Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 232 с. — Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — Черняева А. М., Егорова Е. М. Редкие флористические находки в Восточно-Сахалинских горах. — В кн.: Растения и факторы внешней среды: Тр. СахКНИИ СО АН СССР, 1968, вып. 19, с. 178—183. — Miyabe K., Tatewaki M. Contributions to the flora of Northern Japan. V. — Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc., 1935, vol. 14, pt. 1, p. 2—4. — Sugawara S. Plants of Saghalien. Toyohara, Saghalien, 1937. 490 p. — Sugawara S. Araceae—Magnoliaceae. — In: Illustrated flora of Saghalien with descriptions and figures of phanerogams and higher cryptogams indigenous to Saghalien. Tokyo, 1939, vol. (4) 8, p. 506—970.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 22 V 1986.

УДК 582.952.6 (479)

Бот. журн., т. 72, № 1

М. А. Фишер

VERONICA MINUTA и *VERONICA TELEPHIIFOLIA* (*SCROPHULARIACEAE*) — САМОСТОЯТЕЛЬНЫЕ КАВКАЗСКИЕ ВИДЫ ИЗ РАЗЛИЧНЫХ СЕКЦИЙ РОДА

M. A. FISCHER. *VERONICA MINUTA* AND *VERONICA TELEPHIIFOLIA*
(*SCROPHULARIACEAE*) — A TWO INDEPENDENT CAUCASIAN SPECIES FROM DIFFERENT
SECTIONS OF THE GENUS

Veronica minuta, являющаяся стеноэндемиком горы Эльбрус (Большой Кавказ), имеет стержневой корень, латеральные кистевидные соцветия, зеленые городчатые листья и вогнутые (лодочковидные) семена; у *V. telephiifolia*, широко распространенного на Кавказе, корень нестержневой, соцветия в виде терминальных кистей, листья сизые, почти цельнокрайные; а семена плоские. Эта пара не близко родственных видов представляет собой пример значительного конвергентного схождения у высокогорных растений.

В 1831 г. Карл Мейер (Meyer, 1831) описал красивую, низкорослую, образующую подушки веронику из субальпийских и альпийских осыпных местообитаний Эльбруса, которая получила название *Veronica minuta*. Тип вида хранится в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). Этот вид по форме роста, размерам и общему облику, а также по некоторым мелким признакам очень напоминает другой вид вероники, произрастающий в сходных местообитаниях по всему Большому Кавказскому хребту, а в районе Эльбруса симпатрически вместе с *V. minuta*. Эти виды не различались ботаниками до тех пор, пока S. Sommier и E. Levier (1897, 1900) не установили, что имеются 2 совершенно различных вида, а именно мейеровский *V. minuta*, который, согласно типовому образцу, имеет синие венчики, латеральные кисти, городчатые темно-зеленые листья и лодочковидные семена, и другой вид с беловатыми венчиками, терминальными кистями, сизыми, почти цельнокрайними листьями и плоскими семенами; этот вид вышеупомянутые авторы назвали *V. glareosa*, так как он показался им новым, никем не описанным. Несколькоми годами позже, однако, Е. Вульф (1914) в ревизии кавказских видов рода *Veronica*, к сожалению, не оценил обоснованности и справедливости наблюдений Sommier и Levier, а лишь предположил, что описанные ими различия являются незначительными модификациями или результатом повреждения грибами. Вот почему Вульф (1914), как и до публикаций Sommier и Levier, использовал видовое название *V. minuta* для обоих видов. Все последующие авторы «Флор» (Борисова, 1955; Кемулярия-Натадзе, 1967; Галушко, 1980), а также монографы рода *Veronica* (Römpf, 1928; Еленевский, 1978) следовали

ошибочному мнению Вульфа (1914) и не признавали самостоятельности этих двух видов.

V. glareosa Somm. et Levier отличается от *V. telephiifolia* (эндемика горы Арарат) лишь опушенной кистью, и поэтому его лучше рассматривать в качестве подвида. Тогда правильным названием вида, описанного Sommer и Levier, будет *V. telephiifolia* subsp. *glareosa* (Somm. et Levier) M. A. Fischer (Фишер, 1985).

Удивительное обилие общих признаков у этих видов, принадлежащих к различным секциям рода, отражает их экологическое подобие и представляет собой хороший пример конвергентной эволюции в такой экстремальной экологической нише, как альпийские и субнивальные осыпные станции на высотах 2500—4000 м над ур. м.

Ниже приводятся общие для обоих видов (в том числе и мелкие) признаки; после этого описываются их основные разграничительные признаки.

Общие признаки *V. minuta* и *V. telephiifolia*

Высокогорные альпийские приземистые (1—3 см выс.) многолетники с ползучими простертыми сильно разветвленными побегами, образующими плотные дернины или уплощенные подушки; стебли тонкие, нитевидные, диаметром менее 1 мм, густо покрытые мелкими супротивными листьями; листья коротко-черешчатые, эллиптические или округлые, обычно 3—7 мм дл. и 2—6 мм шир., реснитчато опушенные или почти голые; кисти малоцветковые (обычно из 5—15 цветков), более или менее почти щитковидные, покрытые нежелезистыми волосками; прицветники обратнойцевидные, притупленные; цветоножки 5—15 см дл., значительно длиннее прицветников, отклоненные, при плодах более или менее изогнутые, опушенные нежелезистыми волосками; чашечка примерно 3—4 мм дл., чашелистики притупленные; венчик крупный, превышающий чашечку, около 1 см в диам., ярко-синеватый; столбик 3—4 мм дл.; коробочка около 3 мм дл. и 5 мм шир., верхушка выемчатая; семена эллиптические, около 1—1.5 мм дл. и 1 мм шир.

Разграничительные признаки

V. minuta C. A. Mey. (sect. *Veronica*)

1. Кисти латеральные, в пазухах листьев, нормально превышающие верхушку вегетативного главного побега, несущего несколько пар супротивных листьев

2. Корневая система смешанная, из стержневого и немногочисленных придаточных корней

3. Листья темно-зелено-травянистого цвета, нетолстые и нежесткие

4. Листья обычно от эллиптических до продолговатых, пильчато-городчатые, с 1—3 зубчиками на каждой стороне

5. Имеются длинные отпрыски с катафиллами (мелкими редуцированными листьями)

V. telephiifolia Vahl subsp. *glareosa* (Somm. et Levier) M. A. Fischer (sect. *Veronicastrum*)

Кисти терминальные на концах побегов, ниже соцветия всегда имеются два супротивных латеральных побега, система ветвления частично дихазальная

Корневая система по происхождению однородная, из большого числа крепких только придаточных (образующихся на стебле) корней

Листья сизые (голубовато-серо-зеленые), утолщенные и жесткие

Листья обычно почти округлые, цельнокрайные или почти цельнокрайные, с 1—4 неясными очень мелкими зубчиками

Особых отпрысков не имеется, а есть лишь ползучие побеги с почти нормальными листьями (мертвыми или опадающими со старых веточек), катафиллы редки

6. Венчик с обеих сторон ярко-сиренево-голубой

Венчик белый или очень бледно-голубоватый с верхней (внутренней) стороны, более интенсивно сиренево-голубой с нижней (наружной) стороны, поэтому только бутоны ярко-синеватые

7. Коробочки плоские, совершенно голые или с короткими ресничками только по гребню; столбик обычно 3—3.5 мм дл.

Коробочки слегка выпуклые, голые или (обычно) опушенные; столбик 3.5—4.5 мм дл.

8. Семена обычно 1.4—1.6 мм дл. и 1.0—1.2 мм шир., слабо лодочковидные; бугор крупный, заметный, удлинённый, 0.8—1.0 мм в диам.

Семена обычно 1.1—1.3 мм дл. и 0.8—1.0 мм шир., плоские; бугор маленький, округлый, 0.4—0.5 мм в диам.

Рисунки обоих видов приведены Sommier и Levier (1900, табл. 39), однако на них не особенно ясно показано пазушное расположение кистей у *V. minuta*, в остальном они выполнены превосходно.

Хорологически оба вида резко различаются: *V. minuta* — стенохор и локальный эндемик массива Эльбрус, *V. telephiifolia* subsp. *glareosa*, напротив, распространён по всему Большому Кавказу, рассеянно встречается на Малом Кавказе и в восточной части хр. Понт в северо-восточной Турции (Fischer, 1978).

Является ли вновь описываемый *V. tumadzhanovii* Т. Мардалейшвили более близким к *V. telephiifolia* (sect. *Veronicastrum*) или к *V. minuta* (sect. *Veronica*), ещё требует дальнейшего изучения.

Благодарю профессора Г. Ш. Нахуцришвили за предоставленную возможность изучения обоих видов в естественных местообитаниях и помощь в работе, а также кураторов Гербариев Ленинграда (LE), Тбилиси (ТБИ), Москвы (МНА) и Флоренции (FI) за содействие при выполнении исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисова А. Г. Род вероника — *Veronica* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 22. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955, с. 329—500. — Вульф Е. В. Крымско-кавказские виды рода *Veronica* и значение их для истории флоры Кавказа. — Тр. Тифл. бот. сада, 1914, т. 15. 180 с. — Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Т. 3. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. ун-та, 1980. 328 с. — Еленевский А. Г. Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М.: Наука, 1978. 259 с. — Кемулярия-Натадзе Л. М. Род *Veronica* L. — В кн.: Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2-е, т. 7. Л.: Наука, 1967, с. 503—524, карты 560—591. — Мардалейшвили Т. К. Новые таксоны высших растений Грузии. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 2, с. 262—264. — Фишер М. А. *Veronica minuta* — новый кавказский вид, забытый на 150 лет. — Заметки сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1985, т. 41, с. 13—18. — Fischer M. A. *Veronica*. — In: Flora of Turkey and the East Aegean Islands / Ed. by P. H. Davis. Vol. 6. Edinburgh, 1978, p. 685, 689—753. — Meyer C. A. Verzeichniss der Pflanzen. . . St. Petersburg, 1831. 241 S. — Römpf H. Die Verwandtschaftsverhältnisse in der Gattung *Veronica*. — Fed. Repert. Beih., 1928, Bd 50, S. 172. — Sommier S., Levier E. Plantarum novarum Caucasici manipulus alter. — Nuovo Giorn. Bot. Ital., n. s., 1897, vol. 4, p. 199—213. — Sommier S., Levier E. Enumeratio plantarum anno 1890 in Caucaso lectarum. — Acta Horti Petropol., 1900, t. 16. 585 p.

Ботанический институт
и Ботанический сад Венского университета,
Вена, Австрия.

Получено 8 IV 1986.

Т. Е. Дарбаева

ФЛОРА ОВРАЖНО-БАЛОЧНЫХ СИСТЕМ БАСЕЙНА СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ УРАЛ

T. E. DARBAYEVA. THE FLORA OF THE GORGE-RAVINE SYSTEMS OF THE URAL RIVER
MIDDLE-STREAM DRAINAGE BASIN

Приводятся систематическая, биоморфологическая и фитоценотическая характеристики флоры овражно-балочных систем среднего течения р. Урал.

Бассейн среднего течения р. Урал простирается от устья его правого притока Сакмары до Меловых гор (южнее г. Уральска) и охватывает участок платформенного приуралья — между возвышенностью Общего Сырта с запада и Подуральским плато с востока. Этот район характеризуется развитой овражно-балочной сетью: горизонтальное расчленение — 1.2—1.4 км/км² (Доскач, 1974).

Юго-восточная часть возвышенности Общего Сырта примыкает к берегам р. Урал, обрываясь крутыми склонами к реке (высота обрыва 10—15 м) и расчленяясь глубокими, короткими оврагами, длина которых 3—5 км. В юго-западной и южной частях плато постепенно понижается, переходя в Прикаспийскую низменность. Балки, прорезающие это плато, неглубокие (2—6 м), но с большой протяженностью (15—23 км).

Подуральское плато слабее расчленено, чем Общий Сырт. В верховьях рек на дневную поверхность выходят обнажения мела. Они представляют собой склоны меловых гряд, осложненные эрозионными формами рельефа.

Изучение флоры и растительности Северного Прикаспия насчитывает свыше 200 лет. С середины XVIII в. в Прикаспий снаряжались экспедиции Академии наук под руководством П. И. Рычкова и П. С. Палласа. Интерес к этому району обусловлен уникальностью и богатством его растительного мира: «... располагаясь на крайнем юго-востоке европейской части СССР, в условиях чрезвычайно континентального климата, характеризуясь весьма пестрым почвенным покровом, степи отличаются значительным разнообразием как в геоботаническом, так и во флористическом отношении» (Иванов, 1958: 3).

Исследованиям бассейна р. Урал посвящены работы Б. А. Федченко и Н. Ф. Гончарова (1929), Р. П. Савоськиной (1968), Е. А. Агелеуова (1982) и др.

Более 50 лет посвятил исследованию Северного Прикаспия В. В. Иванов — знаток степей и пустынь юго-востока европейской части СССР. За эти годы он организовал и провел более 100 экспедиций в регионе и собрал богатейший материал, проанализированный в 255 работах.

Исследуя флору оврагов и балок бассейна среднего течения р. Урал с 1982 по 1985 г., мы учли 482 вида растений — 32 % флоры Северного Прикаспия, составляющей, по предварительным подсчетам Иванова (1964), примерно 1490 видов, относящихся к трем отделам — *Equisetophyta* (0.7 %), *Polypodiophyta* (0.6 %), *Magnoliophyta* (98.7 %), 73 семействам и 264 родам. Подавляющее большинство растений принадлежит к покрытосеменным, среди которых 13 % однодольных, 87 % двудольных.

Из 73 семейств флоры оврагов и балок наибольшее число видов насчитывают семейства *Asteraceae* (78), *Poaceae* (42), *Fabaceae* (34), *Brassicaceae* (27), *Rosaceae* (26), *Chenopodiaceae* (22), *Lamiaceae* (21), *Scrophulariaceae* (16), *Ranunculaceae* (13), *Boraginaceae* (10) (табл. 1). Эти 10 семейств включают около 60 % общего числа видов флоры оврагов и балок; 30 семейств представлены 2—3 видами; 33 — только одним родом и одним видом.

Такие семейства, как *Asteraceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Rosaceae*, являются господствующими во флоре Северного Прикаспия (Иванов, 1965), на их долю приходится почти половина всей флоры — 43.9 %. Во флоре оврагов и балок эти семейства также преобладают и составляют 43.1 % от общего числа видов, что свидетельствует о хорошей представленности во флоре оврагов и балок Прикаспия основного набора видов.

ТАБЛИЦА 1

Сравнение крупнейших семейств флоры Северного Прикаспия (СП)
с флорой оврагов и балок (ФОВ)

Семейство	Число родов		Число видов	
	СП	ФОВ	СП	ФОВ
<i>Asteraceae</i>	62	38	220	78
<i>Poaceae</i>	47	26	—	42
<i>Brassicaceae</i>	49	22	104	27
<i>Fabaceae</i>	27	13	144	34
<i>Chenopodiaceae</i>	27	14	122	22
<i>Rosaceae</i>	20	18	51	26
<i>Lamiaceae</i>	26	14	70	21
<i>Boraginaceae</i>	21	9	59	10
<i>Ranunculaceae</i>	15	7	44	13
<i>Scrophulariaceae</i>	15	7	66	16

Примечание. Тире — отсутствие данных.

Разнообразие и богатство ФОВ можно объяснить тем, что, во-первых, виды из вышеперечисленных семейств произрастают по песчаным, меловым, щебнистым склонам, во-вторых, эти виды характерны для опушек и полян байрачных лесов. Виды сем. *Chenopodiaceae* связаны с засоленными участками: они встречаются преимущественно у подошв склонов и на их бровках по границе старых залежей. Это семейство, тяготеющее во флоре Прикаспия к пустынной зоне (по неопубликованным данным Иванова), менее свойственно лесостепной и степной зонам, что подтверждается и относительно небольшим числом его видов в исследуемом районе бассейна среднего течения р. Урал. Представители семейств *Ranunculaceae*, *Lamiaceae* и *Scrophulariaceae* тяготеют к увлажненным местам и днищам оврагов и балок. Иванов (1966, 1971а, 1975) связывал местобитания этих семейств с лесами, лугами, степями преимущественно в северной и западной частях Северного Прикаспия. Среди видов этих семейств, зарегистрированных в овражно-балочной системе, преобладают мезофиты. Рефугиумом мезофильной растительности Общий Сырт считал еще И. М. Крашенинников (1954). На долю сем. *Boraginaceae* во флоре оврагов и балок приходится 10 видов (в большей степени — сорных), которые можно найти вдоль скотобойных троп на склонах балок в основном в верхней их части. Иванов (1977) отмечал встречаемость представителей сем. *Boraginaceae* в Северном Прикаспии: из 59 зарегистрированных им видов этого семейства 19 встречаются на юге и востоке, 16 — на севере и западе, остальные 24 вида — сорняки — распространены по всему району.

При сравнении флоры овражно-балочной системы бассейна среднего течения р. Урал с флорой Северного Прикаспия (Иванов, 1965) можно отметить большое сходство представителей основных семейств и ясно выраженную связь флоры оврагов и балок с северными видами. Последнее подтверждается присутствием значительного числа мезофитов в вышеназванных семействах. Одновременно это говорит и о том, что овраги и балки являются благоприятными формами рельефа для поселения растений и что их растительный покров более мезофильный, чем на водораздельных пространствах.

Имеет смысл сравнить флору овражно-балочных систем среднего течения р. Урал и степного Заволжья (табл. 2). В Куйбышевской обл. Н. С. Ильина (1985) зарегистрировала 552 вида, принадлежащих к 68 семействам и 290 родам. Флора степного и лесостепного Заволжья богаче и экологически разнообразнее, потому что район расположен севернее, чем бассейн среднего течения р. Урал, и там лучше сохранились леса, откуда и распространяются растения в ближайшие овраги и балки.

В составе жизненных форм (табл. 3) во флоре оврагов и балок р. Урал преобладают травянистые виды.

Число видов кустарников, встречающихся во флоре, доходит до 60, они сосредоточены в основном по склонам балок. Степные кустарники *Amygdalus*

ТАБЛИЦА 2

Соотношение числа видов во флорах
овражно-балочных систем Заволжья
и среднего течения р. Урал

Семейство	Степное Заволжье (в пределах Куйбышев- ской обл.)	Среднее течение р. Урал
<i>Asteraceae</i>	85	78
<i>Fabaceae</i>	53	34
<i>Poaceae</i>	52	42
<i>Lamiaceae</i>	33	21
<i>Rosaceae</i>	27	26
<i>Apiaceae</i>	23	15
<i>Brassicaceae</i>	21	27
<i>Ranunculaceae</i>	21	13
<i>Caryophyllaceae</i>	21	10
<i>Scrophulariaceae</i>	19	16

ТАБЛИЦА 3

Биоморфологический состав ФОВ

Биоморфы	Общее число видов	Процент
Деревья	14	2.5
Кустарники	60	12.5
Травянистые растения	418	85

ТАБЛИЦА 4

Группы ассоциаций байрачных лесов
Заволжья и среднего течения р. Урал
(Худяков, 1968)

Группы ассоциаций	Заволжье (в пределах Саратовской обл.)	Среднее течение р. Урал
Дубово-крапивная	+	+
Дубово-снытьевая	+	+
Дубово-ландышевая	+	+
Дубово-чистотеловая	+	+
Дубово-боромятлико- вая	+	—
Ольшаник крапивный	+	+
Березово-снытьевая	+	—
Березово-костяничная	+	—
Березово-узколистно- мятликовая	+	—
Березово-осоковая	+	+
Березово-ежевичная	+	+
Березово-костровая	+	+
Березово-типчаковая	+	—
Осиново-крапивная	+	+
Осиново-ландышевая	+	—
Осиново-мятликовая	+	—

Примечание. Тире — отсутствие ассоциаций.

nana L., *Spiraea crenata* L., *Caragana frutex* (L.) C. Koch., *Cerasus fruticosa* Pall. произрастают по опушкам байрачных лесов, а в менее глубоких балках (южная часть Общего Сырта) являются доминантами сообществ. Лесные кустарники *Euonymus verrucosa* Scop., *Viburnum opulus* L., *Sambucus nigra* L. встречаются в подлеске березовых, осиновых, дубовых лесов, произрастающих по днищам балок и склонам северной и западной экспозиций.

В юго-восточной части Общего Сырта устойчивыми, климаксовыми сообществами следует считать, по-видимому, липняки (из *Tilia cordata* Mill.) и вязовники (из *Ulmus laevis* Pall.). Это в какой-то мере подтверждает данные Курнаева (1980) о флоре всего Заволжья и Предуралья. В южной части Общего Сырта характерными сообществами, вероятно, замещающими бывшие дубравы, являются осинники (из *Populus tremula* L.). В XVIII и XIX вв. на Общем Сырте были распространены дубовые леса, которые исчезли вследствие антропогенного фактора (Иванов, 1948; Худяков, 1952, 1968; Динесман, 1958; Горчаковский, 1968). Например, И. И. Худяков (1968) отмечал, что на протяжении двух столетий от лесных пожаров и в результате хищнического использования лесов огромная территория саратовского Заволжья стала безлесной. Лишь по балкам и оврагам в немногих местах сохранилась естественная растительность в виде небольших байрачных лесов, в составе которых он различает группы ассоциаций (табл. 4).

Флористический состав байрачных лесов Заволжья по сравнению с исследуемым нами районом существенно более богат, поскольку там хорошо представлена дубовая лесостепь, в Уральской области давно редуцированная.

На юго-востоке европейской части СССР самым своеобразным географическим образованием являются выходы мела. Меловые обнажения Уральской обл. издавна привлекали внимание исследователей (Янишевский, 1905; Савич, 1906, 1908; Черкасова, 1971; Кольченко, 1974; Матяшенко, 1985).

С выходом меловых пород связана интересная кальцефильная флора, отличающаяся большим числом эндемичных видов. Меловые обнажения встре-

чаются, как правило, в верховьях рек, а также на водоразделах по балкам и оврагам. Сравнивая флору меловых видов среднего течения рек Урала, Волги, Среднего Дона, можно отметить общность для этих районов европейских меловых видов — *Centaurea ruthenica* Lam., *Linaria cretacea* Fisch. ex Spreng., *Matthiola fragrans* Bunge, *Linum flavum* L., *Anthemis trotzkiana* Claus ex Bunge.

На меловых обнажениях Волгоградской обл. Н. Г. Володина (1982) отмечала следующие эндемичные виды: *Euphorbia volgensis* Krysh., *Koeleria sclerophylla* P. Smirn., *Scrophularia sareptana* Kleop. ex Ivanina, *Silene baschkirorum* Janisch., которые не обнаружены в районе нашего исследования. На Среднем Доне и Нижней Волге Володина выделила виды *Jurinea cretacea* Bunge, *Silene hellmannii* Claus, *Vincetoxicum cretaceum* (Pobed.) Wissjul., *Genista tanaitica* P. Smirn., *Serratula tanaitica* P. Smirn., *Alyssum gymnopodium* P. Smirn., которые в бассейне среднего течения р. Урал не встречаются, с другой стороны, этот район в свою очередь отличается от Волгоградской обл. большим богатством ксерофильных туранских и казахстанских видов. В урочище Алгабас в окрестностях совхоза Миргородский Уральской обл. мы обнаружили следующие эндемичные виды: *Anabasis cretacea* Pall., *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bunge, *Asparagus inderiensis* Blum ex Pacz., *Crambe aspera* Bieb., а также кальцефиты *Hedysarum gmelinii* Ledeb., *H. grandiflorum* Pall., *Thymus guberlinensis* Pjlin, *Astragalus zingeri* Korsh., *Artemisia salsoloides* Willd. Меловые обнажения бассейна среднего течения Урала расположены восточнее и южнее, чем бассейны рек Дона и Волги, поэтому меловая растительность в первом особенно богата своеобразными ксерофильными формами (*Anabasis cretacea*, *Asparagus inderiensis*, *Limonium macrorrhizon* (Ledeb.) O. Kuntze).

Вероятно, на юго-востоке европейской части СССР уже не осталось меловых обнажений, не испытывающих антропогенного воздействия, в связи с чем во всех районах меловой флоры предлагается ограничение выпаса и разработок мела на строительные нужды (Белоусова, Денисова, 1983).

ЛИТЕРАТУРА

- Агелецов Е. А. Пойменные луга реки Урал. Алма-Ата: Наука, 1982. 223 с. — Белоусова Л. С., Денисова Л. В. Редкие растения мира. М.: Лесная пром-сть, 1983. 341 с. — Володина Н. Г. Флора меловых обнажений Волгоградской области. — В кн.: Флора степей и полупустынь. Волгоград: Изд-во ВГПИ, 1982, с. 34—46. — Горчаковский П. Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала: Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1968, вып. 59. 207 с. — Динесман Л. Г. К истории древесно-кустарниковой растительности междуречья Урала и Волги. — В кн.: Научные основы освоения Северо-западного Прикаспия: Тр. Ин-та леса АН СССР. М., 1958, с. 171—181. — Доскач А. Г. Русская равнина. — В кн.: Равнины европейской части СССР. М.: Наука, 1974, с. 70—235. — Иванов В. В. Из материалов к флоре Юго-Востока. — Бот. журн., 1948, т. 33, N 5, с. 527—532. — Иванов В. В. Степи Западного Казахстана в связи с динамикой их покрова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 286 с. — Иванов В. В. Определитель семейств флоры Северного Прикаспия. — В кн.: Материалы по флоре и растительности Северного Прикаспия. Л.: ГО АН СССР, 1964, с. 188—217. — Иванов В. В. К истории формирования флоры и растительности Северного Прикаспия. — В кн.: Проблемы современной ботаники. М., 1965, т. 1, с. 59—62. — Иванов В. В. Губоцветные Северного Прикаспия. — В кн.: Материалы по флоре и растительности Северного Прикаспия. Вып. 2, ч. 2. Л.: ГО АН СССР, 1966, с. 64—135. — Иванов В. В. Лютиковые Северного Прикаспия. — В кн.: Материалы по флоре и растительности Северного Прикаспия. Вып. 5, ч. 1. Л.: ГО АН СССР, 1971а, с. 2—68. — Иванов В. В. Розоцветные Северного Прикаспия. — В кн.: Материалы по флоре и растительности Северного Прикаспия. Вып. 5, ч. 2. Л.: ГО АН СССР, 1971б, с. 1—68. — Иванов В. В. Норичниковые Северного Прикаспия. — В кн.: Флора и растительность Северного Прикаспия. Л.: ГО АН СССР, 1975, с. 52—97. — Иванов В. В. Бурчащикообразные Северного Прикаспия. — В кн.: Ботаническая география Северного Прикаспия. Л.: ГО АН СССР, 1977, с. 98—149. — Ильина Н. С. Структура и динамика растительного покрова овражно-балочных систем Заволжья: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Воронеж, 1985. 23 с. — Кольченко О. Т. К флоре меловых обнажений юго-восточной части Общего Сырта. — В кн.: Ботаническая география Северного Прикаспия. Вып. 7. Л.: ГО АН СССР, 1974, с. 146—151. — Крашенинников И. М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене. — В кн.: Географические работы. М.: Географиз, 1954, с. 245. — Курнаев С. Ф. Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала. М.: Наука, 1980. 313 с. — Матяшенко Г. В. Динамика растительности на меловых обнажениях Подуральского плато. Новосибирск: Наука, 1985. 110 с. — Савич В. М. О растительности ближайших к гор. Уральску меловых обнажений Уральской области: Тр. Об-ва испыт. прир. Харьковский унив., 1906, т. 40, вып. 2, стр. 101—125. — Савич В. М. В Прикаспийских степях и пустынях Зауралья: Тр. СПб. бот. сада, 1908, т. 28, вып. 2, с. 197—367. — Савось-

кина Р. П. Флора и растительность реки Урал и прилегающих водоразделов в пределах Оренбургской области: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Днепропетровск, 1968. 25 с. — Федченко Б. А., Гончаров Н. Ф. Очерк растительности Восточной части Оренбургской губернии: Тр. ГБС, 1929, т. 11, вып. 1. 110 с. — Худяков И. И. К вопросу о происхождении и распространении древесно-кустарниковой растительности в Нижнем Заволжье. — Учен. зап. Саратов. гос. ун-та, 1952, т. 35, с. 109—127. — Худяков И. И. Лесная растительность. — В кн.: Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Изд-во Саратов. гос. ун-та, 1968, с. 57—74. — Черкасова Г. И. Группировки солянковидной полыни меловых возвышенностей европейской части СССР и Западного Казахстана. — Тр. Бот. сада МГУ, 1971, вып. 7, с. 133—162. — Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — Янишевский Д. Э. *Jurinea kirgisorum* sp. nov.: Тр. Об-ва естествоисп. при Казан. ун-те, 1905, т. 15, вып. 1, с. 16.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 III 1986.

УДК 581.48 : 631.53.011.2 : 582.734

Бот. журн., т. 72, № 1

М. В. Разумова

БИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ВИДОВ РОДА *SORBUS* (*ROSACEAE*)

M. V. RAZUMOVA. THE BIOLOGY OF SEED GERMINATION IN THE SPECIES OF
THE GENUS *SORBUS* (*ROSACEAE*)

Изучали прорастание семян 20 видов рода *Sorbus* при трех температурных режимах. Показано, что семена всех видов находятся в глубоком физиологическом покое, нарушение которого происходит в течение 3—9-месячной стратификации при 0—3 °С. Повышение температуры до 5—7° задерживает, а до 9—10° — препятствует прохождению стратификационных изменений. Обработка семян гормонами (гибберелловой кислотой и кинетином) в сочетании с тиомочевинной ускоряет прорастание семян некоторых видов при 0—3°. При неблагоприятном температурном режиме обработка оказывает сильное стимулирующее действие, ускоряя прорастание всех исследованных видов при 5—7° и вызывая прорастание даже при 9—10°. Не обнаружена связь между глубиной покоя семян разных видов рода *Sorbus*, их реакцией на обработку и систематическим положением видов в пределах рода.

Род *Sorbus* является одним из относительно древних и примитивных в сем. *Rosaceae*. Он содержит 84 вида, из которых в СССР дико растут 34 вида, и много гибридных форм.

Некоторые виды рябины давно известны в культуре и имеют много садовых форм и сортов. Высокие декоративные качества и ценность плодов для пищевой, кондитерской и фармакологической промышленности вызывают необходимость массового размножения видов рода *Sorbus* в производственном масштабе.

Размножение рябины происходит семенами. Однако биология прорастания семян разных видов рябины исследована очень мало. В основном имеющиеся в литературе сведения касаются семян рябины обыкновенной *S. aucuparia*. Известно, что семена этого вида находятся в глубоком физиологическом покое, нарушение которого происходит в результате длительной холодной стратификации, что в природных условиях достигается при раннеосеннем посеве. Но и для семян *S. aucuparia* рекомендуются разные сроки стратификации, необходимые для их прорастания (от 2 до 9 мес). Нет единого мнения и относительно оптимальной температуры холодной стратификации — в основном указывается температура от 1 до 5 °С (Flemion, 1929; Barton, 1939; Николаева, 1967; Zentsch, 1970; Кольцова, 1977). Некоторые авторы считают наилучшим способом нарушения покоя семян проращивание их в тепле после нескольких месяцев холодной стратификации. Так, L. Barton (1939) рекомендует стратифицировать семена *S. aucuparia* в течение 2—4 мес при 1°, а затем проращивать их при более высокой температуре. М. А. Кольцова (1981) также стратифицировала семена при 2.6—3.4° в течение 3.5 мес, а затем проращивала их при 16.3—20.5°. Про-

растание семян других видов рябины изучено меньше. Сведения о проращивании 6 видов рябины при 0—3° имеются в монографии М. Г. Николаевой (1967). Большая коллекция (около 50 видов рябин) была исследована Кольцовой (1977, 1981). Автор показала, что семена всех изученных видов рябины также выходят из глубокого покоя только после длительной холодной стратификации при температуре от 2.6 до 3.4°. Правда, у многих видов процент прорастания был невысок (от 8 до 23 и от 29 до 61). Высокий процент прорастания (84—97) был отмечен для рябин секций *Lobatae* и *Aria*.

Цель нашей работы — установить оптимальные температурные режимы прорастания семян разных видов рябины и возможность замены или сокращения длительной холодной стратификации.

Материал и методика

Изучали прорастание семян 20 видов рябины из коллекций ботанических садов Саласпилса и Минска. Семена *S. aucuparia* были получены из Москвы, Ленинграда и Архангельска.

Согласно Э. Ц. Габриэлян (1978), род *Sorbus* подразделяется на 7 секций. Исследуемые нами рябины относятся к 5 секциям: секция I *Sorbus* (= *Aucuparia*), секция II *Lobatae* Gabr., секция III *Aria* Pers., секция V *Torminaria* (DC.) Dumort., секция VI *Cormus* (Spach) Boiss.

Стратификацию и проращивание семян рябины проводили в чашках Петри. Семена стратифицировали при 0—3°, а в ряде случаев — еще при 5—7° и (или) 9—10 °С. Обработку стимулирующими веществами производили в начале опыта путем замачивания семян в течение 2 сут в растворе каждого вещества. При комбинированной обработке последовательность воздействия следующая: гибберелловая кислота (ГК) в концентрации 100 мг/л, кинетин (К) в концентрации 500 мг/л и тиомочевина (ТМ) 1 %-ная. После пребывания в растворе каждого вещества семена промывали водой. Опыты проводили в трех повторностях по 25 семян в каждой. Разброс по повторностям не превышал 15 %.

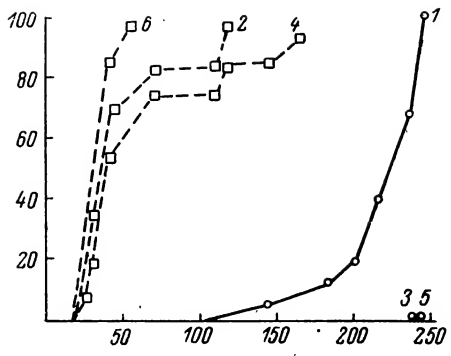
Результаты и их обсуждение

Наиболее подробные исследования проводили с семенами *S. aucuparia*. Семена этого вида проращивали в течение 2 лет при трех постоянных температурах 0—3°, 5—7° и 9—10°, в опытах были использованы семена из Москвы, Ленинграда и Архангельска. Все исследованные семена прорастали только после холодной стратификации при 0—3°. Прорастание начиналось через 5 мес (на рис. 1 представлен ход прорастания партии семян из Ленинграда), через 8 мес семена всех партий прорастали полностью. Повышение температуры до 5 и тем более до 9—10° неблагоприятно сказалось на прохождении стратификационных изменений. В этих вариантах через 8 мес не наблюдали прорастания даже единичных семян.

Иногда рекомендуется проводить проращивание рябины после холодной стратификации при более высокой температуре. После 2 мес холодной стратификации мы проращивали семена при 9—10° и, кроме того, стратифицировали их при переменном температурном режиме: 0—3° (18 ч) + 10° (6 ч) и 0—3° (18 ч) + 20° (6 ч). Однако повышение температуры проращивания после 2 мес холодной стратификации вообще не привело к прорастанию семян, а применение переменного температурного режима не дало преимуществ по сравнению с холодной стратификацией.

Успешное прорастание всех остальных видов рябины также происходило после стратификации при 0—3° (табл. 1). Длительность стратификации при этой температуре для разных видов различна и колеблется от 3 до 9 мес. По этому признаку можно выделить 3 группы видов. Семена видов I группы выходят из покоя после стратификации в течение 3.5 мес, II группы — от 4 до 6 мес и семена III группы нуждаются в стратификации продолжительностью более 7 мес. Более высокая температура стратификации (5—7°) во всех случаях задерживала прохождение стратификационных изменений, при этом у ряда видов процент проросших семян при 5—7° был гораздо ниже, чем при 0—3°.

Рис. 1. Влияние обработки стимуляторами роста (ГК+К+ТМ) на прорастание семян *S. aucuparia* при разной температуре (°C).
 1 — 0—3, контроль; 2 — 0—3, после обработки; 3 — 5—7, контроль; 4 — 5—7, после обработки; 5 — 9—10, контроль; 6 — 9—10, после обработки. Здесь и на рис. 2 и 3: на оси абсцисс — время, сутки; на оси ординат — прорастание, процент.



а некоторые виды вообще не прорастали при этой температуре. Вне зависимости от числа проросших семян во всех случаях при 5—7° очень растягивается период прорастания. Так, например, весь период прорастания при 0—3° семян *S. americana*, *S. amurensis*, *S. caschmiriana*, *S. serotina* составляет соответственно 70, 45, 40 и 60 сут. При 5—7° он увеличивается до 165, 110, 80 и 210 сут, причем даже за это время семена *S. caschmiriana* прорастают только на 50 %, *S. serotina* — на 70. При 9—10° семена ни одного из исследованных видов рябины не выходили из состояния покоя. Исключение составляли семена рябины домашней *S. domestica*, которые прорастали полностью при 0—3° за 4 мес, а при 9—10° — за 7 мес.

Таким образом, семена не только *S. aucuparia*, но и всех остальных изученных видов рябины находятся в глубоком физиологическом покое, нарушение которого происходит лишь в результате длительной холодной (0—3°) стратификации. Несоблюдение этого температурного режима у большинства видов задерживает прохождение стратификационных изменений и соответственно прорастание семян. Как видно из приведенных выше данных, связь между глубиной покоя изученных видов рябины и их систематическим положением внутри

ТАБЛИЦА 1

Прорастание семян видов *Sorbus* в зависимости от температуры стратификации

Секция	Вид	Группа по глубине покоя	0—3 °C		5—7 °C	
			время прорастания 50 % семян, сут	конечное прорастание, %	время прорастания 50 % семян, сут	конечное прорастание, %
Секция I <i>Sorbus</i>	<i>S. americana</i> Marsh.	II	140	65	275	60
	<i>S. amurensis</i> Koehne	II	123	100	255	100
	<i>S. arnoldiana</i> Rehd.	I	98	87	213	100
	<i>S. aucuparia</i> L.	III	223	100	0	0
	<i>S. caschmiriana</i> Hedl.	I	95	100	330	50
	<i>S. decora</i> (Sarg.) Schneid.	III	230	50	0	0
	<i>S. gracilis</i> (Sieb. et Zucc) C. Koch	I	100	100	—	—
	<i>S. koehneana</i> Schneid.	I	95	100	0	0
	<i>S. pohuashanensis</i> (Hance) Hedl.	III	242	65	—	—
	<i>S. sambucifolia</i> (Cham. et Schlecht.) M. Roem.	III	250	10	—	—
	<i>S. serotina</i> Koehne	I	110	100	265	70
	<i>S. sibirica</i> Hedl.	I	110	75	—	—
Секция II <i>Lobatae</i>	<i>S. tianschanica</i> Rupr.	III	250	50	0	0
	<i>S. hybrida</i> L.	II	187	100	—	—
	<i>S. intermedia</i> (Ehrh.) Pers.	II	150	95	172	100
	<i>S. mougeottii</i> Soy-Willem. et Godr.	III	270	100	370	73
Секция III <i>Aria</i>	<i>S. thuringiaca</i> (Ilse) Fritsch	II	173	100	—	—
	<i>S. graeca</i> (Spach) Lodd. ex Shauer	III	270	100	—	—
Секция V <i>Torminaria</i>	<i>S. torminalis</i> (L.) Crantz	II	170	75	—	—
Секция VI <i>Cormus</i>	<i>S. domestica</i> L.	I	110	100	—	—

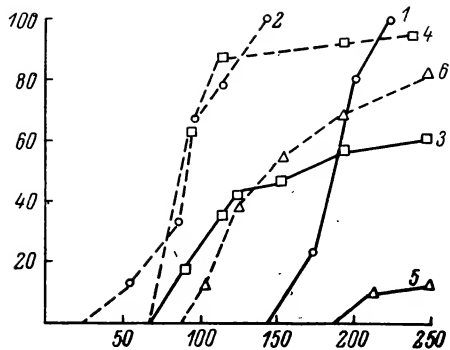


Рис. 2. Влияние обработки стимуляторами роста (ГК+К+ТМ) на прорастание семян разных видов *Sorbus* при 0—3 °C.

1 — *S. sambucifolia*, контроль; 2 — то же, после обработки; 3 — *S. hybrida*, контроль; 4 — то же, после обработки; 5 — *S. torminalis*, контроль; 6 — то же, после обработки.

дуцированных в Минске и Саласпилсе. Кроме того, необходимо учитывать легкость возникновения у представителей этого рода гибридов как между близкими видами, так и далекими, относящимися к разным неродственным секциям. Т. Hedlund (1948, цит. по: Габриэлян, 1978) считает, что вообще в Европе существуют только 5 первичных видов: *S. aucuparia*, *S. aria*, *S. torminalis*, *S. chamaemespilus*, *S. domestica*, а остальные произошли в процессе гибридизации.

Известно, что длительная холодная стратификация в некоторых случаях может быть заменена или сокращена обработкой семян цитокининами (роды *Acer*, *Euonymus*). В последние годы было обнаружено, что обработка гибберелинами также может ускорить нарушение покоя или расширить диапазон температур, при котором возможно прохождение стратификационных изменений у семян с глубоким покоем (роды *Impatiens*, *Trollius*) (Разумова, Николаева, 1981; Николаева и др., 1985). В то же время многочисленные попытки заменить или сократить предпосевную подготовку семян различных представителей сем. *Rosaceae* (яблоня, слива, алыча) успеха не имели. Обработка семян гормонами не обеспечивала прорастания интактных семян в тепле, а у яблони домашней и яблони лесной даже после холодной стратификации в течение 1 мес она не способствовала прорастанию семян (Rudnicki e. a., 1973; Разумова, Николаева, 1981). Стимуляция роста под влиянием ГК и К, а также обоих этих веществ вместе была получена только у изолированных зародышей груши, яблони, сливы, алычи и других плодовых (Kaminski, Pieniazek, 1968; Khan e. a., 1971; Поздова, Капранова, 1981). Между тем, как оказалось из дальнейшей нашей работы, семена рябины совсем иначе реагируют на обработку гормонами.

Попытки ускорить прорастание семян рябины предпринимались еще в 1929 г. Обработка семян *S. aucuparia* этиленхлоргидрином и ТМ не дала положительного результата (Flemion, 1929). Прорастание семян культурных сортов рябины несколько ускорялось обработкой раствором ГК или прогреванием семян при 70 °C в течение 10 сут после 4 мес холодной стратификации (Нестеров, 1967).

Мы изучали действие обработки гормонами на прорастание семян *S. aucuparia* трех происхождений. Было обнаружено, что последовательная обработка ГК, К и ТМ сократила срок прорастания семян при 0—3°, т. е. при оптимальном режиме стратификации: у семян из Ленинграда (см. рис. 1) и Архангельска — на 5—6 мес, у семян из Москвы — на 1 мес. Однако еще более сильное стимулирующее действие гормонов проявилось при температуре, менее благоприятной для нарушения покоя. При 5—7° в контрольном варианте даже на 250-й день опыта не наблюдалось прорастания семян. Между тем в варианте ГК+К+ТМ 50 % семян проросло уже на 30-й—40-й день опыта. Более того, при 9—10° семена *S. aucuparia* под влиянием такой обработки полностью выходили из состояния покоя меньше чем за 2 мес.

Таким образом, обработка семян рябины обыкновенной ГК+К+ТМ не только стимулировала прорастание при 0—3°, но и расширила диапазон температур, при котором становилось возможным прохождение стратификационных изменений.

У остальных 19 видов рода *Sorbus* обработка семян ГК+К+ТМ при 0—3° вызывала неоднозначное действие. Были выделены две группы видов. У видов

ТАБЛИЦА 2

Прорастание семян видов рода *Sorbus* при 5—7 °С в зависимости от обработки

Вид	H ₂ O		ГК + К + ТМ	
	время прорастания 50 % семян, сут	конечное прорастание, %	время прорастания 50 % семян, сут	конечное прорастание, %
<i>S. americana</i>	180	65	60	70
<i>S. aethurensis</i>	180	100	180	100
<i>S. arnoldiana</i>	135	100	73	100
<i>S. caschmiriana</i>	264	50	57	58
<i>S. gracilis</i>	50	62	17	92
<i>S. intermedia</i>	150	100	30	100
<i>S. koehneana</i>	325	5	35	33
<i>S. mougeottii</i>	265	70	240	60
<i>S. serotina</i>	126	70	15	75
<i>S. tianschanica</i>	0	0	30	64

1-й группы обработка семян очень сильно ускоряла нарушение покоя и повышала процент прорастания. К этой группе относятся *S. americana*, *S. aucuparia*, *S. gracilis*, *S. hybrida*, *S. intermedia*, *S. pohuashanensis*, *S. sambucifolia*, *S. sibirica*, *S. thuringiaca*, *S. tianschanica*, *S. torminalis* (рис. 2). У 2-й группы обработка семян не стимулировала или очень слабо стимулировала прорастание. Это наблюдается у *S. amurensis*, *S. arnoldiana*, *S. caschmiriana*, *S. decora*, *S. domestica*, *S. graeca*, *S. koehneana*, *S. mougeottii*, *S. serotina*.

Как у *S. aucuparia*, так и у всех других изученных видов рябины наиболее ярко стимулирующее действие обработок физиологически активными веществами проявлялось в условиях, неблагоприятных для прорастания. При 5—7° у некоторых видов обработка гормонами в сочетании с ТМ увеличивает процент проросших семян. У других видов число проросших семян в воде и под влиянием обработки приблизительно одинаково, но большая разница наблюдается в темпах прорастания. Обработка гормонами в сочетании с ТМ ускоряет иногда на 4—7 мес начало прорастания. И только у двух видов — *S. amurensis* и *S. mougeottii* — воздействие гормонами не сказалось ни на темпах, ни на числе проросших семян (табл. 2).

Обработка семян всех изученных видов ГК+К+ТМ вызывала прорастание при самой неблагоприятной температуре 9—10°, причем в большинстве случаев довольно значительное (рис. 1, табл. 3).

Таким образом, у видов рода *Sorbus* обработка гормонами в сочетании с ТМ стимулировала прорастание семян при 0—3° и расширяла температурный диапазон прорастания. Исключение составлял *S. domestica*, семена которого прорастали полностью как при 0—3°, так и при 9—10°, а обработка гормонами прорастание не ускоряла.

В большинстве проведенных опытов обработку производили тремя веществами (ГК, К и ТМ). Важно было выявить действие одних гормонов на прорастание семян. На семенах *S. aucuparia*, *S. gracilis* и *S. sibirica* было установ-

ТАБЛИЦА 3

Прорастание при 9—10 °С семян видов рода *Sorbus*, обработанных ГК+К+ТМ

Вид	Время прорастания 50 % семян, сут	Конечное прорастание, %	Вид	Время прорастания 50 % семян, сут	Конечное прорастание, %
<i>S. americana</i>	50	15	<i>S. sambucifolia</i>	25	92
<i>S. arnoldiana</i>	140	27	<i>S. serotina</i>	12	43
<i>S. caschmiriana</i>	45	30	<i>S. sibirica</i>	20	72
<i>S. gracilis</i>	13	66—82	<i>S. thuringiaca</i>	100	50
<i>S. intermedia</i>	55	50	<i>S. tianschanica</i>	115	21
<i>S. mougeottii</i>	100	20	<i>S. torminalis</i>	40	12
<i>S. pohuashanensis</i>	16	75			

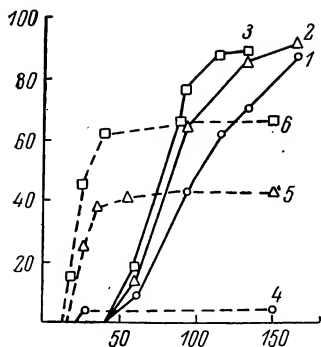


Рис. 3. Влияние обработки стимуляторами роста на прорастание семян *S. gracilis* при 0—3 и 9—10 °C.

1 — 0—3°, контроль; 2 — 0—3°, после обработки ГК+К; 3 — 0—3°, после обработки ГК+К+ТМ; 4 — 9—10°, контроль; 5 — 9—10°, после обработки ГК+К; 6 — 9—10°, после обработки ГК+К+ТМ.

лено, что при 0—3° последовательная обработка двумя веществами практически оказывает такое же действие, как и тремя. Добавление ТМ давало слабый дополнительный эффект. Но при 9—10° для получения более высокого процента прорастания было уже недостаточно применения двух гормонов. У *S. aucuparia* в результате такой обработки проросло 80 % семян за 60 дней, а добавление ТМ обеспечивало 100 % прорастания за 50 дней. У семян *S. gracilis* (рис. 3) под влиянием обработки К+ГК проросло 45 % семян, а добавление ТМ увеличило число проросших семян до 70 %. У семян *S. sibirica* не наблюдалось разницы между двойной и тройной обработкой ни при 0—3, ни при 9—10°, зато при применении всех трех веществ 70 % семян проросли даже при 18—20°. Проведенные опыты показывают, что чем неблагоприятнее условия для прохождения стратификационных изменений, тем более сильное воздействие необходимо приложить к семенам, чтобы вывести их из состояния покоя.

Таким образом, семена изученных 20 видов рябины находятся в глубоком физиологическом покое, нарушение которого происходит при длительной холодной (0—3°) стратификации в течение 3—9 мес. Повышение температуры даже до 5° сильно задерживает прохождение стратификационных изменений или вообще не приводит к нарушению покоя. Не обнаружена связь между глубиной покоя семян и систематическим положением вида.

Стимулирующее действие гормонов в сочетании с ТМ наиболее значительно проявилось при температурном режиме, неблагоприятном для нарушения покоя. В этих условиях обработка способствует прорастанию семян, значительно ускоряя его при 5—7 и вызывая прорастание при 9—10° (20—50, а у некоторых видов рябины до 60—80 %) и даже при 18—20°. При благоприятном режиме стратификации обработка гормонами стимулировала прорастание семян одних видов рода *Sorbus* и не действовала на другие. На основании этого факта были выделены две группы видов. Однако и в этом случае нельзя обнаружить связь между реакцией семян на обработку стимулирующими веществами и положением вида в пределах рода, а также с группами видов, выделенных по глубине покоя, т. е. по длительности стратификации при 0—3°, необходимой для нарушения покоя.

Обнаруженная нами возможность ускорения прорастания семян рябины под влиянием обработки ГК+К+ТМ представляет большой интерес, так как многочисленные попытки нарушить покой семян различных плодовых оканчивались неудачей. Из обширного сем. *Rosaceae* род *Sorbus* оказался пока единственным, на семена которого гормоны оказали положительное действие. В то же время морфологическое строение семени видов рода *Sorbus* сходно со строением семени представителей других родов из этого же семейства, например *Malus* и *Pyrus*, покой которых до сих пор не удалось нарушить гормональными воздействиями. Существует мнение, что отсутствие эффекта обработки гормонами объясняется тем, что они не проникают через покровы семени к зародышу. В частности, у семян яблони основным препятствием к проникновению гормонов является эндоспермальная пленка. В связи с этим результаты работы, полученные с семенами рябины, морфологически схожими с семенами яблони и груши, позволяют надеяться, что поиски условий ускоренного проращивания, предпринятые с особым вниманием, обращенным на увеличение проницаемости покровов и температурные условия проращивания, позволят сократить предпосевную подготовку семян и других важных в практическом отношении родов сем. *Rosaceae*.

Габриэлян Э. Ц. Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1978. 264 с. — Кольцова М. А. Влияние различных температур стратификации на прорастание семян интродуцированных видов рябин. — В кн.: Вопросы теории и практики семеноведения при интродукции: Тез. докл. V Всес. совещ. Минск, 1977, с. 157. — Кольцова М. А. Интродукция видов рода *Sorbus* L. в Ставропольском крае: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Ставрополь, 1981. 24 с. — Нестеров Я. С. Период покоя семян плодовых культур. — Докл. ВАСХНИЛ, 1967, № 4, с. 5—7. — Николаева М. Г. Физиология глубокого покоя семян. Л.: Наука, 1967. 206 с. — Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 347 с. — Поздова Л. М., Капранова Г. И. Действие гибберелловой кислоты и кинетина на прорастание семян некоторых плодовых. — В кн.: Роль температуры и фитогормонов в нарушении покоя семян. Л.: Наука, 1981, с. 75—78. — Разумова М. В., Николаева М. Г. Действие гиббереллинов и цитокининов на прорастание семян с разным типом покоя. — В кн.: Роль температуры и фитогормонов в нарушении покоя семян. Л.: Наука, 1981, с. 56—75. — Barton L. V. Experiments at Boyce Thompson Institute on germination and dormancy in seeds. — Sci. Hortic., 1939, vol. 7, p. 186—193. — Flemion F. Dormancy, after-ripening and germination of *Sorbus aucuparia*. — Amer. J. Bot., 1929, vol. 16, p. 854. — Kaminski W., Pieniazek J. The effect of different growth regulators on the germination of apple cultivar Antonovka dehusked seeds. — Bul. Acad. Polon. Sci., Sér. sci. biol., 1968, vol. 16, N 11, p. 719—723. — Khan A. A., Heit C. E., Waters E. C. e. a. — Discovery of a new role for cytokinins in seed dormancy and germination. — Search. Agric., 1971, vol. 1, N 9, p. 1—12. — Rudnicki R., Saniewski M., Millikan D. F. The effect of exogenous plant hormones upon the stratification of apple seeds. — Proc. Res. Inst. Pomol., Skierniewice, Ser. E, 1973, N 3, p. 539—551. — Zentsch W. Stratification of *Sorbus aucuparia* L. seeds. — In: Proc. Int. Symp. on seed physiol. of woody plants. Poznań, 1970, p. 127—132.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 XI 1985.

УДК 582.29 : 581.42+502.75(045)

Бот. журн., т. 72, № 1

Н. В. Мацкевич, Т. В. Теплякова, М. М. Петрова,
Т. Ю. Толпышева, Ю. П. Бухаров

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАТОНКОЙ МОРФОЛОГИИ *LOBARIA PULMONARIA* (STICTACEAE)

N. V. MATSKEVICH, T. V. TERLIKOVA, M. M. PETROVA,
T. Yu. TOLPISHEVA, Yu. P. BUKHAROV. SOME FEATURES OF THE
ULTRASTRUCTURAL MORPHOLOGY OF *LOBARIA PULMONARIA* (STICTACEAE)

В исследованных с помощью сканирующего электронного микроскопа образцах лишайника *Lobaria pulmonaria* из Красноярского края выявлены некоторые детали морфологии органов вегетативного размножения (соредий, сорелей и изидий), слоевища, мико- и фикобионтов, а также органов прикрепления лишайника к субстрату — ризин. Показаны различия в структуре гиф сердцевинного слоя и ризин.

При изучении морфологии лишайников в последнее время все большее применение находит сканирующий электронный микроскоп, обладающий высокой разрешающей способностью и дающий трехмерное изображение объекта. С помощью сканирующего электронного микроскопа возможно более подробно анализировать структуры слоевища, органов размножения и прикрепления к субстрату (Reveling, Vahl, 1968), распределение кристаллов лишайниковых веществ (Reveling, 1970), а также наблюдать детали пространственной ориентации гиф микобионта и клеток фикобионта (Hale, 1973; Bowler, 1981), взаимодействие микобионта с фикобионтом (Malachowski e. a., 1980), скульптурные особенности поверхности спор, их форму и расположение в сумках (Jørgensen, 1978) и др. Так, исследованиями на сканирующем электронном микроскопе установлено (Reznik e. a., 1968) разнообразие органов прикрепления некоторых лишайников, в том числе и объекта нашего исследования *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., к субстрату с помощью ризин, состоящих из пучков грибных гиф.

Показано, что у *L. pulmonaria* ризины состоят из удлиненных с частыми септами гиф, которые плотно прилегают друг к другу, но не склеены, как у некоторых видов рода *Parmelia* (*P. caperata* и *P. trichotera*). На конце таких пучков гифы изгибаются и внедряются в субстрат.

Судя по известным нам литературным данным, изучением лишайников, и особенно редких видов, нуждающихся в охране, с помощью сканирующего электронного микроскопа в нашей стране никто не занимался. В задачу данного исследования входило получение ряда ультраструктурных характеристик лишайника *Lobaria pulmonaria*.

Характеристика объекта и методика

Листоватый лишайник *Lobaria pulmonaria* (Блюм, 1975) принадлежит к видам с сокращающейся численностью и убывающим ареалом. В связи с этим, а также практической значимостью он занесен в «Красную книгу СССР» (1984).

В работе был использован материал *L. pulmonaria* из гербария В. Б. Куваева, который любезно предоставил его в наше распоряжение. Данный материал собран им в 1977—1978 гг. в Туруханском р-не Красноярского края на ели.

Изучали образцы популяций, иначе сообществ, в интерпретации А. К. Скворцова (1982), из пойменного темнохвойного леса с ольховником (левый берег ручья Ичины в 3 км от пос. Мирное, популяция № 5) и из надпойменного кедрово-елового леса с березой и осинкой (левый берег р. Енисей в 1.5 км от с. Ворогово, популяция № 2).

Исследования проводили с помощью сканирующего электронного микроскопа SEM, HITACHI, модель «HNS-2R».

Слоевища лишайника разрезали на фрагменты размером 5—6 мм и без предварительной обработки прикрепляли к предметным столикам верхней или нижней стороной. В результате можно было видеть и фиксировать на фотопленку поверхностные структуры слоевища, а в местах его разрывов (по краям фрагментов) — и детали внутреннего строения. Перед просмотром в электронном микроскопе и фотографированием материал для повышения контрастности напыляли в вакууме металлом, но вместо часто применяемого золота (Кононова, Теплякова, 1980) использовали серебро или медь.

Результаты и обсуждение

Полученные результаты в одинаковой мере относятся к обеим популяциям лишайника, что позволяет не ссылаться на каждую из них в последующем изложении.

При просмотре в сканирующем электронном микроскопе хорошо выявляются соредии и их скопления — сорали. Вокруг отдельных соралей четко виден лопнувший коровой слой (см. таблицу, 1).

У исследованных образцов *L. pulmonaria* наблюдали много соредияльных изидий (Окснер, 1974; Блюм, 1975). Простые, удлиненные (пальцевидные) изидии (см. таблицу, 2), по нашим данным, имеют четко выраженный и сильно складчатый коровой слой, что особенно заметно при большом увеличении (см. таблицу, 3).

Гетеромерная структура слоевища также хорошо различима с помощью сканирующего электронного микроскопа. На таблице (4) виден нижний коровой слой и гифы сердцевинного слоя.

Сердцевинный слой слоевища представлен рыхло и беспорядочно расположенными гифами (см. таблицу, 5), у которых протопласт, судя по широким просветам в местах изломов, занимает относительно большой объем клетки. Гифы микобионта сердцевинного слоя, по-видимому, длинноклеточные, поскольку очертания септ у них по сравнению с гифами ризин (см. таблицу, 7) на полученных фотографиях практически не видны.

Ризины также отчетливо выявляются с помощью сканирующего электронного микроскопа, их организация соответствует описанной выше (Reznik e. a.,

1968). В исследованных нами образцах ризины были представлены пучками гиф с частым расположением септ. Между гифами образуются связывающие их выросты клеточной оболочки (см. таблицу, 7). Очертания септ у гиф ризин при просмотре с поверхности имели вид выпуклостей, располагающихся по типу концентрических окружностей. Концы ризин, что видно и на таблице (6), изгибаются в районе прикрепления лишайника к субстрату.

Водорослевым компонентом *L. pulmonaria* является зеленая водоросль *Myrmecia* (Блюм, 1975). По исследованиям в световом и сканирующем электронном микроскопах (см. таблицу, 8, 9) эта водоросль образует скопления из эллипсоидальных (реже округлых) клеток. Колониеобразные скопления водорослевых клеток в гонидиальном слое, наблюдаемые в световом микроскопе, возникают, по-видимому, в результате деления одной или нескольких клеток.

В наших исследованиях наблюдалась форма контактов симбионтов в виде соприкосновения их оболочек (см. таблицу, 8, 9). Такая форма получила название «стенка к стенке» (Malachowski e. a., 1980), она рассматривается как наиболее примитивная. Другие формы взаимодействия симбионтов, как, например, внедрение гаусторий гриба в водорослевую клетку, в сканирующем электронном микроскопе увидеть не удается.

В исследованных образцах часто встречалась сине-зеленая водоросль, относящаяся к роду *Nostoc*. Она образует нитчатые колонии, состоящие из различного числа клеток и выявляемые в участках разрыва слоевища и на его нижней поверхности (см. таблицу, 10). В пределах колонии отдельные клетки водоросли могут отличаться друг от друга по величине и форме.

По литературным данным (Jordan, 1970; Блюм, 1975) известно, что у видов рода *Lobaria* часто бывают развиты внутренние цефалодии, в которых находятся водоросли рода *Nostoc*. А. Н. Окснер (1974) определяет носток цефалодиев как «вторичный фикобионт» в отличие от основного фикобионта — *Myrmecia*. Как он отмечает, клетки *Nostoc* sp. в слоевище лишайников расположены в виде колоний или одиночно. В исследованных нами образцах *L. pulmonaria* в большинстве случаев наблюдалась нитчатая (колониальная) форма, а одиночные клетки практически не встречались.

В заключение можно сказать, что примененная методика позволила выявить особенности организации и ультратонкой морфологии верхней и нижней поверхностей слоевища указанного лишайника, а также некоторые детали его анатомического строения, видимые в местах разрывов слоевища. В то же время эта методика, исключая предварительную специальную обработку материала, оказалась мало пригодной для изучения водорослевого компонента и особенно рода *Myrmecia*, поскольку наблюдалось сморщивание водорослевых клеток (см. таблицу, 8, 10), что констатировали ряд авторов (Hale, 1973, 1976; Jørgensen, 1978). В настоящее время разработана методика (Sloff, Fletcher, 1982), позволяющая исключить деформацию фикобионта, однако использование ее представляет задачу наших будущих исследований.

ЛИТЕРАТУРА.

- Блюм О. Б. Сем. *Stictaceae*. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Л.: Наука, 1975, вып. 3, с. 202—204. — Кононова Э. В., Теплякова Т. В. Сравнение поверхностных и глубинных конидиоспор гриба *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. в электронном сканирующем микроскопе. — В кн.: Биологические методы борьбы с вредными организмами. Новосибирск: СО ВАСХНИЛ, 1980, с. 44—48. — Красная книга СССР. Т. 2. М.: Лесн. пром-сть, 1984, с. 437—438. — Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. Морфология, систематика и географическое распространение. Л.: Наука, 1974, вып. 2. 283 с. — Сажорцов А. К. Микроэволюция и пути видообразования. М.: Знание, 1982. 64 с. — Bowler P. A. Cortical diversity in the *Ramalinaceae*. — Can. J. Bot., 1981, vol. 59, N 4, p. 437—452. — Hale M. E. Fine structure of the cortex in the lichen family *Parmeliaceae* viewed with the scanning-electron microscope. Washington: Smithsonian Inst. Press. 1973. 92 p. — Hale M. E. Lichen structure viewed with the scanning electron microscope. — In: Lichenology: progress and problems. London etc.: Acad. Press, 1976, p. 1—15. — Jordan W. P. The internal cephalodia of the genus *Lobaria*. — Bryologist, 1970, vol. 73, p. 669—681. — Jørgensen P. M. The lichen family *Panariaceae* in Europe. — Opera Bot., 1978, N 45, p. 123. — Malachowski J. A., Baker K. K., Cary H. Anatomy and algal-fungal interactions in the lichen *Usnea cavernosa*. — J. Phycol., 1980, vol. 16, N 3, p. 346—354. — Peveling E. Die Darstellung der Oberflächenstrukturen von Flechten mit dem Raster-Elektronenmikroskop. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1970, Bd 4, S. 89—

101. — *Peveling E., Vahl J.* Die Anwendung der Gefriermethode für Untersuchungen mit Raster-Elektronenmikroskop im Vergleich mit vorkommlichen Untersuchungsmethoden. Beitrag zur Elektronenmikroskopische Direktabbildung von Oberflächen, 1968, Bd 1, S. 205—212. — *Reznik H., Peveling E., Vahl J.* Die Verschiedenartigkeit von Haftorganen einiger Flechten. — *Planta*, 1968, vol. 78, p. 287—292. — *Sloff D., Fletcher J.* Preparation of lichens for scanning electron microscopy. Proc. 21. An. Conf. Electron Micros. Soc. South Afr., Grahamstown, 1—3 Dec., 1982, N 12, Johannesburg, 1982.

ВНИИ охраны природы и заповедного дела,

Садки-Знаменское Московской обл.,

Московский государственный университет,

Сибирский НИИ земледелия и химизации сельского хозяйства

СО ВАСХНИЛ, пос. Краснообск Новосибирской обл.

Получено 9 VI 1983.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.974

О. А. Непомнящая

СИСТЕМА РОДА *ADOXA* (*ADOXACEAE*)

О. А. НЕПОМНУШАЩАЯ. THE SYSTEM OF THE GENUS *ADOXA* (*ADOXACEAE*)

Приведены система рода *Adoxa* и ключ для определения его видов. По нашим данным, род *Adoxa* представлен 5 видами, которые на основании морфологического строения цветков разделены на 4 морфологических ряда.

Adoxa moschatellina L. долгое время считался единственным видом в роде *Adoxa* L., распространенным в умеренных и холодных областях северного полушария и в горных, преимущественно хвойных лесах его тропической зоны. Уже во время нашего исследования китайские ботаники описали новый род *Sinadox* C. Y. Wu., Z. L. Wu et R. F. Huang (1981) с единственным видом *S. corydalifolia* C. Y. Wu, Z. L. Wu et R. F. Huang. В этом же году Н. Нара (1981) описал новый вид рода *Adoxa* — *A. omeiensis* Nara. Таким образом, род *Adoxa* оказался составлен двумя видами: *A. omeiensis* с узким ареалом и *A. moschatellina* с циркумбореальным ареалом.

Материалом для исследования послужили гербарий по роду *Adoxa*, хранящийся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), Гербарий Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (БПИ), личные сборы, проведенные летом 1982—1984 гг. в Читинской обл., Приморском крае, на островах Сахалин и Кунашир.

Результатом исследования явилось описание двух новых видов рода *Adoxa* (*A. orientalis* Nepomn. и *A. insularis* Nepomn.), произрастающих на советском Дальнем Востоке. Кроме того, мы изучили материал, присланный из Гербария университета Токио (ТИ) и Гербария Ботанического сада в Кью. Тщательное изучение присланного материала показало, что *A. moschatellina* var. *japonica* Nara, выделенная Нара в 1956 г. только по большему ($2n=45, 54$), чем у *A. moschatellina* ($2n=36$), числу хромосом, близка к *A. moschatellina*, а по строению вегетативных и генеративных органов не выходит за рамки морфологической изменчивости этого вида. Интересной оказалась судьба другой разновидности *A. moschatellina* var. *inodora* Falc. ex C. B. Clarke, описанной из Гималаев. Автор отличает ее от типичной *A. moschatellina* по строению цветков, вегетативных органов и по отсутствию запаха. Тщательное исследование типового материала по этой разновидности показало, что ее следует считать самостоятельным видом.

Таким образом, в настоящее время сем. *Adoxaceae* Trautv. состоит из 2 родов, а в род *Adoxa* входят 5 видов. В связи с этим возникла необходимость создания системы рода *Adoxa*, тем более что у видов этого рода в строении цветков прослеживается закономерный процесс эволюционной редукции (Непомнящая, 1984б). Мы предлагаем новую систему рода *Adoxa*, в которой все известные виды на основании своеобразия в морфологическом строении цветков разделены на 4 генетических ряда.

Нам известно, что в 1981 г. китайский ботаник С. Y. Wu выделил вид *A. omeiensis* в самостоятельный род *Tetradoxa*.¹ Таким образом, по мнению Wu, сем. *Adoxaceae* состоит из 3 монотипных родов (*Adoxa*, *Sinadoxa* и *Tetradoxa*).

Выделение рода *Sinadoxa* мы считаем правильным. Вид этого рода, согласно описанию авторов, отличается от всех других известных видов сем. *Adoxaceae* наличием у него перисто-сложных листьев прикорневой розетки. Кроме того, соцветие у *S. corydalifolia* представляет собой прерывистый колос, образованный клубочками из 3—5 цветков; самые нижние соцветия с длинными цветоносами возникают в пазухах стеблевых листьев, тогда как у других видов рода *Adoxa* могут быть разные типы соцветий: головка, рыхлая головка, небольшая кисть. Вместе с тем у *S. corydalifolia* цветок в большей степени по сравнению с видами рода *Adoxa* подвергся процессу эволюционной редукции и выражается формулой $K_{(3(2-4))}C_{(3-4)}A_{(3-4)}G_{(2)}$ и тычинки имеют полностью расщепленные нити.

Выделять же монотипный род *Tetradoxa* (в составе *A. omeiensis*), на наш взгляд, не следует, хотя этот вид хорошо отличается от *A. moschatellina* кистевидным соцветием и всегда полностью 4-членными цветками с наполовину расщепленными нитями тычинок.

Известно, что у *A. orientalis* тычиночные нити цельные, расщеплены только пыльники, у *A. omeiensis* нити тычинок наполовину расщеплены, а у всех остальных видов рода *Adoxa* тычинки полностью расщепленные. Исследование онтогенеза тычинок показало (Payer, 1857), что у *A. moschatellina* каждая тычинка развивается из одного примордиального бугорка, а по мере роста ее нити расщепляются. Исходным типом тычинок в роде *Adoxa* были тычинки с нерасщепленными нитями. Следовательно, в роде *Adoxa* тычинки представляют эволюционный ряд, который отражает последовательный процесс их расщепления и развития

тычинки с цельными нитями → тычинки с наполовину расщепленными нитями → тычинки с полностью расщепленными нитями

Далее, у *A. omeiensis* соцветие — кисть. Из описания автора вида и фотографий видно, что кисть — небольшая по размерам (5—15 мм дл.), образована 3—6 цветками. Цветоножки коротенькие, 1—3 мм дл. У *A. orientalis* соцветие — рыхлая головка, состоящая из 5—7—9 цветков. Длина соцветия до 5 мм, цветки располагаются на цветоножках 1.5—2 мм дл. У всех остальных видов рода *Adoxa* (*A. moschatellina*, *A. inodora* и *A. insularis*) соцветие — 5-цветковая головка. Следовательно, и в строении соцветий у видов рода *Adoxa* имеется эволюционный ряд

кисть → рыхлая головка → головка

Эволюционный ряд представляет и процесс эволюционной редукции числа членов цветка у видов рода *Adoxa* (Fukuoka, 1974; Непомнящая, 1984б). Именно

цветки 6-членные → 5-членные → 4-членные → 3-членные

При этом число членов цветка может сокращаться до 4 (у *A. omeiensis* и *A. insularis*) или даже до 3 (у *Sinadoxa corydalifolia*).

Таким образом, приведенные выше данные свидетельствуют о том, что в целом признаки *A. omeiensis* не выходят за пределы рода *Adoxa*, что не позволяет выделить этот вид в качестве самостоятельного рода. Кроме того, в этом случае нам пришлось бы выделить в монотипный род не менее интересный вид *A. orientalis*, который сохраняет к тому же признаки примитивной организации цветков (6-членные боковые цветки, цельные нити тычинок). Однако делить такое небольшое и очень своеобразное семейство на монотипные роды мы считаем нецелесообразным. Мы предлагаем выделить морфологические ряды, в которых у видов рода *Adoxa* в строении цветков прослеживается закономерный процесс эволюционной редукции, а род в связи с этим представлен рядами генетически связанных видов.

¹ Работа С. Y. Wu («Another new genus of *Adoxaceae*, with special reference on the infra-familiar evolution and the systematic position of the family»), напечатанная в 1981 г. в журнале «Acta Bot. Yunnan.» (vol. 3, p. 383—388), оказалась нам недоступной.

Ниже приводится ключ для определения видов рода *Adoxa*, латинские описания рядов с указанием типового вида, их краткий обзор; а также сведения об их экологии и географическом распространении.

Gen. *Adoxa* L. 1753, Sp. Pl.: 367.

Т и п: *A. moschatellina* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *ADOXA*

1. Боковые цветки в соцветиях 3-членные, верхушечные 4-, 5-членные . . . 2.
- Боковые цветки в соцветиях 4-, 5-членные, верхушечные — 4-членные . . . 3.
2. Тычиночные нити в цветках не расщеплены, разделены только пыльники. Верхушечные цветки 4-членные $K_{(2)}C_{(4)}A_4G_{(2)}$, боковые — 3-членные . . . 1. *A. orientalis* Nepomn.
- Тычиночные нити полностью расщеплены. Верхушечные цветки соответствуют формуле $K_{(3)}C_{(5)}A_5G_{(4)}$, боковые — $K_{(3)}C_{(6)}A_6G_{(5)}$. . . 2. *A. inodora* (Falc. ex C. B. Clarke) Nepomn.
3. Боковые цветки в соцветиях обычно 5-членные. Тычиночные нити полностью расщепленные. Лепестки широкие, с тупой верхушкой; жилки в лепестках заметно ветвятся . . . 3. *A. moschatellina* L.
- Боковые цветки в соцветиях обычно 4-членные. Тычиночные нити полностью или наполовину расщепленные. Лепестки узкие, с заостренной верхушкой; жилки в лепестках не ветвятся или образуют слабые ответвления от центральной жилки . . . 4.
4. Соцветие — кисть. Все цветки имеют сходное строение, выражающееся формулой $K_{(4)}C_{(4)}A_4G_{(4)}$. Тычиночные нити расщеплены наполовину . . . 4. *A. omeiensis* Hara.
- Соцветие — головка. Верхушечные цветки соответствуют формуле $K_{(2)}C_{(4)}A_4G_{(4)}$, у боковых цветков явно выражена редукция всех членов от 5 до 4. Тычинки имеют полностью расщепленные тычиночные нити . . . 5. *A. insularis* Nepomn.

Ser. 1 Orientales Nepomn. ser. nov. — Inflorescentia capituliformis 5—7—9-flora laxum, numero floris apicalis partium duorum multiplo ($K_{(2)}C_{(4)}A_4G_{(2)}$), lateralium vero semper trium multiplo ($K_{(3)}C_{(6)}A_6G_{(3)}$). Filamenta integra.

Т у р у с. *A. orientalis* Nepomn.

Соцветие — рыхлая головка из 5—7—9 цветков, с членами верхушечного цветка, кратными двум ($K_{(2)}C_{(4)}A_4G_{(2)}$) и членами боковых цветков, всегда кратными трем ($K_{(3)}C_{(6)}A_6G_{(3)}$). Тычинки с нерасщепленными нитями.

Т и п: *A. orientalis* Nepomn.

1. *A. orientalis* Nepomn. 1984a, Бот. журн. 69, 2: 260—261. — Адокса восточная.

По берегам ручьев на кочках, на дне падей, в мелколиственных лесах. — Вост. Сиб.: Даур.; Дальн. Вост.: Верхне-Зей., Амг. Описан из Амурской обл. Тип: Амурская обл., Зея-пристань, метеостанция Пикань, берег ручья, на кочках, 30 V 1912, № 59, А. П. Архангельская (LE).

Ser. Inodora Nepomn. ser. nov. — Inflorescentia capituliformis. Numerus partium florum apicalium $K_{(3)}C_{(5)}A_5G_{(4)}$, lateralium vero $K_{(3)}C_{(6)}A_6G_{(5)}$. Filamenta tota fissa. Plante inodore.

Т у р у с: *A. inodora* (Falc. ex C. B. Clarke) Nepomn.

Соцветие — головка. Верхушечные цветки выражаются формулой $K_{(3)}C_{(5)}A_5G_{(4)}$, боковые — $K_{(3)}C_{(6)}A_6G_{(5)}$. Тычиночные нити расщеплены полностью. Растения без запаха.

Т и п: *A. inodora* (Falc. ex C. B. Clarke) Nepomn.

2. *A. inodora* (Falc. ex C. B. Clarke) Nepomn. stat. et comb. nov. — *A. moschatellina* L. var. *inodora* Falc. ex C. B. Clarke, 1880, in Hook. fil., Fl. Brit. Ind. 3: 2. — Адокса непахучая.

Многолетнее голое, травянистое растение с коротким беловатым корневищем. Листья прикорневой розетки в числе одного-двух, тройчатосложные. Черешки листьев длинные. Листочки расположены на длинных черешочках.

Каждый листочек сложного листа тройчатораздельный, сегменты листочков притупленные, короткоостроконечные. Цветоносные стебли прямые, 10—14 см выс., на середине или выше в большинстве случаев имеется единственный тройчатораздельный лист. Соцветие — головка, 4-, реже — 5—6-цветковая. Цветки сидячие, желто-зеленые. Верхушечный цветок состоит из 3 чашелистиков, 5 лепестков, 5 тычинок с полностью расщепленными нитями и гинецея, образованного 4 плодолистиками. Боковые цветки в основном 3-членные. Чашечка цветка состоит из 3 чашелистиков, венчик — из 6 лепестков, андроей — из 6 тычинок, гинецей — из 4—5-плодолистиков. Растение без запаха. Плод не видели.

Т и п: Гималаи, Кашмир, выс. 3500 м над ур. м., 1864, № 512, Falconer. Тип в Кью.

Из приведенного выше описания видно, что *A. inodora* отличается от *A. moschatellina* прежде всего отсутствием запаха. Далее у 6 из 7 экземпляров исследованных растений *A. inodora* на цветоносном стебле имеется только один лист, тогда как у всех остальных видов рода *Adoxa*, в том числе и у *A. moschatellina*, в узле обычно одна пара супротивно расположенных листьев. Хорошие отличия имеются в соотношении числа членов цветка. У *A. inodora* верхушечные цветки соответствуют формуле $K_{(3)}C_{(5)}A_5G_{(4)}$, боковые — $K_{(3)}C_{(6)}A_6G_{(5)}$. Как показали наши исследования (Непомнящая, 1984б), у *A. moschatellina* во всех изученных нами популяциях (за исключением одной, собранной в Приморском крае) верхушечные цветки имеют типичное для вида строение, которое соответствует формуле $K_{(2)}C_{(4)}A_4G_{(4)}$. Боковые цветки обычно 5-членные, $K_{(3)}C_{(5)}A_5G_{(5)}$. Вместе с тем у *A. moschatellina* могут встречаться боковые цветки с различным числом членов, начиная от соотношения 3.6.6.6 ($K_{(3)}C_{(6)}A_6G_{(6)}$) и до отношения 2.4.4.4 ($K_{(2)}C_{(4)}A_4G_{(4)}$). Сохранение в соцветиях *A. moschatellina* отдельных цветков типа 3.6.6.6 и 3.6.6.5 свидетельствует о том, что исходным типом цветка в роде *Adoxa*, по нашим предположениям, был цветок полностью 6-членный. Следовательно, *A. inodora* обладает более примитивным строением цветка по сравнению с *A. moschatellina*.

Ser. 3. *Adoxa*. — Inflorescentia capituliformis, numero floris apicalis partium duorum multiplo ($K_{(2)}C_{(4)}A_4G_{(4)}$), lateralium vero plerumque multiplo ($K_{(3)}C_{(5)}A_5G_{(5)}$). Filamenta omnino disjuncta.

Т у р u s: *A. moschatellina* L.

Соцветие — головка, верхушечные цветки с членами, кратными двум ($K_{(2)}C_{(4)}A_4G_{(4)}$), а боковые — обычно 5-членные ($K_{(3)}C_{(5)}A_5G_{(5)}$). Тычинки всегда имеют полностью расщепленные нити.

Т и п: *A. moschatellina* L.

3. *A. moschatellina* L. 1753, Sp. Pl.: 367. — Адокса мускусная.

В хвойных и смешанных лесах, в ольховых, осиновых и ивовых зарослях, у подножия скал, в горах достигает альпийского пояса. — Арктика: Аркт. Евр., Аркт. Сиб., Анад.; Европ. ч.: Кар.-Лапл., Дв.-Печ., Лад.-Ильм., Прибалт., Верх.-Волж., Волж.-Кам., Верх.-Днепр., Сред.-Днепр., Волж.-Дон., Заволж., Причерн. (очень редко), Верх.-Днестр.; Кавказ: Даг., центр. Кавказ; Зап. Сиб.: все районы; Вост. Сиб.: все районы; Дальн. Вост.: Охот., Зее-Бур., Удск., Уссур., Сах.; Средняя Азия: Джунг.-Тарб., Тянь-Шань, Пам.-Ал. (Алайский хребет). — Вне СССР: Сканд., Ср. и Атл. Евр., зап. Средиз. (в горах Испании, Италии и Марокко), Балк.-Малоаз. (Балканы), Инд.-Гим., Дж.-Кашг., Монг. (сев.-вост. часть), Китай (Ганьсу и Маньчжурия), Япония, Сев. Ам. Описан из Европы. Тип в Лондоне.

Ser 4. *Omeienses* Nepomn. ser. nov. — Flores in inflorescentiis omnes tetrameri ut *A. omeiensis* ($K_{(4)}C_{(4)}A_4G_{(4)}$) vel laterales partibus calyce excepto manifeste ad quattuor reductis ut *A. insularis*. Petala ovalia, angusta, apice acutata, nervis simplicibus percurta.

Т у р u s: *A. omeiensis* Hara.

Цветки в соцветиях полностью 4-членные, как у *A. omeiensis*, формула: $K_{(4)}C_{(4)}A_4G_{(4)}$, или же в боковых цветках ярко выражена тенденция к редукции всех их членов, кроме чашечки, до 4, как у *A. insularis*. Лепестки овальные, узкие, с заостренной верхушкой и неразветвленными жилками.

Т и п: *A. omeiensis* Hara.

К этому ряду относятся 2 вида — *A. omeiensis* Hara и *A. insularis* Nepomn.

4. *A. omeiensis* Hara, 1981, Journ. Jap. Bot., 56, 9: 1. — *Tetradoxa omeiensis* (Hara) Wu, 1981, Acta Bot. Yunnan. 3: 383—388. — Адокса омейская.

Китай, Сычуань, гора Омеи, 2300 м. — Описан из Китая. Тип в Токио (ТИ).

5. *A. insularis* Nepomn. 1985, Бот. журн., 70, 4: 524—525. — Адокса островная.

В темнохвойных лесах, по берегам рек и ручьев. — Дальн. Вост.: Южно-Сах., Южно-Кур. Описан с о. Кунашир (Курильские острова). Тип: Курильские острова, о. Кунашир, в 27 км к северу от пос. Южно-Курильск, ключ Добрый, на возвышенности, в хвойном лесу, 17 VI 1983, № 1, О. А. Непомнящая (ЛЕ).

Таким образом, по нашему мнению, виды рода *Adoxa* следует сгруппировать в 4 ряда, которые соответствуют естественной дифференцировке рода.

A. orientalis составляет ряд *Orientalis* и обладает признаками самой примитивной организации. Во-первых, цветок у *A. orientalis* близок к исходному типу по числу его членов ($K_{(3)}C_{(6)}A_6G_{(3)}$). Во-вторых, в роде *Adoxa* исходным типом были тычинки с нерасщепленными нитями (что подтверждается исследованием онтогенеза тычинок *A. moschatellina*). Именно такие тычинки развиваются в цветках *A. orientalis*.

Ряд *Inodora* также монотипен, и хотя *A. inodora* обладает 3-членными боковыми цветками, а гинецей у него в меньшей степени, чем у *A. orientalis*, подвергся процессу редукции, но в отличие от последнего цветки *A. inodora* имеют уже полностью расщепленные тычиночные нити. Следовательно, можно, по-видимому, считать *A. inodora* более продвинутым видом по сравнению с *A. orientalis*.

Ряд *Adoxa* интересен тем, что в строении верхушечных, а особенно боковых цветков наряду с обычным, 5-членным строением наблюдается изменчивость в числе членов (3.6.6.6., 3.6.6.5, 3.6.5.5, 3.5.5.5, 3.5.5.4, 3.5.4.4 и 3.4.4.4). Эта изменчивость наглядно показывает постепенность процессов эволюционной редукции, которые происходят в цветках у видов рода *Adoxa*.

Ряд *Omeienses* представлен двумя видами: *A. omeiensis* и *A. insularis*. Общим для этих видов является то, что процесс эволюционной редукции членов цветка у них зашел дальше. Если у *A. insularis* цветки почти приближаются к 4-членному типу $K_{(2)}C_{(4)}A_4G_{(4)}$, то у *A. omeiensis* все цветки полностью 4-членные.

Автор благодарит В. В. Письякову за советы и помощь в написании статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Непомнящая О. А. О новом виде рода *Adoxa* (*Adoxaceae*) с Дальнего Востока. — Бот. журн., 1984а, т. 69, № 2, с. 259—262. — Непомнящая О. А. Строение цветков и направление их эволюции у видов рода *Adoxa* (*Adoxaceae*). — Бот. журн., 1984б, т. 69, № 8, с. 1030—1039. — Непомнящая О. А. Новый вид рода *Adoxa* (*Adoxaceae*) с островов Кунашир и Сахалин. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 4, с. 524—527. — Clarke C. B. *Caprifoliaceae*. — In: Hooker J. D. The flora of British India, vol. 3. London: Reeve & Co., 1880, p. 1—7. — Fukuioka N. Floral morphology of *Adoxa moschatellina*. — Acta Phytotax. et Geobot., 1974, vol. 26, N 3—4, p. 65—76. — Hara H. Contributions to study of variations in Japanese plants closely related to those of Europe or North America. Part 2. — J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, 1956, sect. 3, vol. 6, p. 343—391. — Hara H. A new species of the genus *Adoxa* from mt. Omei of China. — J. Jap. Bot., 1981, vol. 56, N 9, p. 1—4. — Payer I. B. Traité d'organogénie comparée de la fleur. — Paris: Victor Masson, 1857. 748 p. — Wu C. Y., Wu Z. L., Huang R. F. *Sinodoxa* C. Y. Wu, Z. L. Wu et R. F. Huang genus novum familiae Adoxacearum. — Acta Phytotax. Sinica, 1981, vol. 19, p. 203—210.

Читинский государственный педагогический институт.

Получено 22 II 1986.

А. Л. Буданцев

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *DRACOCEPHALUM* (LAMIACEAE) ИЗ МОНГОЛИИ И КИТАЯ

A. L. BUDANTZEV. NEW TAXA OF THE GENUS *DRACOCEPHALUM* (LAMIACEAE) FROM MONGOLIA AND CHINA

Описаны новый вид и подвид, а также предложена новая комбинация в роде *Dracocephalum*.

***Dracocephalum junatovii* A. Budantz. sp. nov.** — Planta perennis. Caules a basi ramosi, ramis erectis 10—16 cm alt. Folia oblongo-ovata, 10—25 mm lg., 6—14 mm lt., basi cuneata, apice obtusa, margine grosse crenata, supra pilis simplicibus squarrosis sparsis vestita, subtus glabra vel ad nervos pilis brevibus appressis sparsis et glanduliferis brevistipitatis oblecta, petiolata, petiolis 8—12 mm lg., glabris vel sparse pubescentibus. Verticillastri 2—6-flori, in capitulum oblongum compactum 3—5 cm lg. conferti; bracteae atro-violaceae, oblongo-obovatae, 14—20 mm lg., 4—6 mm lt., glabrae, solum margine pilis longis squarrosis obsitae, basi cuneatae, apice obtusae vel acutae, integerrimae vel superne dentatae, dentibus lateralibus 1—2 aristatis, arista 1—3 mm lg.; pedicelli 2 mm lg. Calyx 11—17 mm lg., pilis squarrosis non glandulosis et glandulosis sparse pubescens, tubo recto, indistincte bilabiatus, dentibus breviter acuminatis, labii superioris dente centrali elliptico-lanceolato, 5—6 mm lg., 2—3 mm lt., dentibus lateralibus et dentibus labii inferioris oblongo-lanceolatis, 4—5 mm lg., 1—1.5 mm lt. Corolla 16—18 mm lg., extra breviter dense pubescens, labio superiore curvato, inferiori aquali, bifido, labio inferiore trilobato, lobis centrali late obovato bifido, lateralibus brevibus. Stamina sub corollae labio superiore occultata, antherae glabrae. Pistillum corollae labio superiore sesquialongius, stigma bipartitum. Semina ovata, trigona, fusca, 3—4 mm lg., 2 mm lt.

T y p u s: Respublica Popularis Mongolia, distr. Tumdzgher somon, ad 8 km ad occidentem a somon, ad declive australe montis; festuceto-poeto-artemisietum, 8 VIII 1956, B. Daschnjam (LE).

A f f i n i t a s. Species *D. pinnato* L. et *D. origanoide* Steph. affinis est, sed ab ambobus pubescentia sparsiore; a *D. pinnato* praeterea foliis crenatis subtus viridibus, dentibus calycinis breviacuminatis; a *D. origanoide* quidem calyce majore et foliis integris differt.

Многолетник. Стебли от основания ветвистые, ветви прямые, 10—16 см выс. Листья удлинленно-яйцевидные, 10—25 мм дл., 6—14 мм шир., в основании клиновидные, на верхушке тупые, по краю крупногородчатые, сверху рассеянно опушены простыми оттопыренными волосками, снизу голые или по жилкам слабо опушены короткими прижатыми волосками, а также железистыми волосками с короткой ножкой, черешчатые, черешки 8—12 мм дл., голые или слабо-опушенные. Соцветие продолговатое, плотное, 3—5 см дл., ложные мутовки 2—6-цветковые; прицветники темно-фиолетовые, продолговато-обратнояйцевидные, 14—20 мм дл., 4—6 мм шир., в основании клиновидные, на верхушке тупые или острые, цельнокрайные или в верхней части с 1—2 боковыми зубцами, заканчивающимися остью 1—3 мм дл., по краю с длинными оттопыренными волосками, в остальной части голые; цветоножки 2 мм дл. Чашечка 11—17 мм дл., рассеянно опушена длинными оттопыренными волосками и железками, неясно двугубая, с прямой трубкой, зубцы коротко заостренные, центральный зубец верхней губы эллиптически-ланцетный, 5—6 мм дл., 2—3 мм шир., боковые зубцы и зубцы нижней губы продолговато-ланцетные, 4—5 мм дл., 1—1.5 мм шир. Венчик 16—18 мм дл., снаружи густо коротко опушенный, верхняя губа согнутая, равна нижней, двунадрезанная, нижняя губа трехлопастная, с широко-обратнояйцевидной, двунадрезанной центральной и короткими боковыми лопастями. Тычинки скрыты под верхней губой венчика, пыльники го-

лые. Пестик в 1.5 раза длиннее верхней губы венчика, рыльце двураздельное. Семена яйцевидные, трехгранные, бурые, 3—4 мм дл., 2 мм шир.

Т и п: МНР, Восточный Аймак, Тумджгер сомон, в 8 км на запад от сомона, южный склон горы, типчаково-мятликово-полюнная ассоциация, 8 VIII 1956, Б. Дашням (LE).

П а р а т и п (p a r a t y p u s). МНР, Хэнтейский Аймак, горы Улдзий, в 50 км к ССВ от сомона Бат-Норов, северный склон, 20 VII 1971, № 1198, Б. Дашням, З. В. Карамышева, И. Н. Сафронова (LE).

Р о д с т в о. Близок к *D. pinnatum* L. и *D. organoides* Steph., от которых отличается слабым опушением листьев, прицветников и чашечки; от *D. pinnatum* отличается цельными, городчатыми, снизу зелеными листьями, коротко заостренными зубцами чашечки; от *D. organoides* отличается более крупной чашечкой и цельными листьями.

D. heterophyllum Benth. subsp. *ovalifolium* A. Budantz. subsp. nov. — A subspecie typica foliis ovatis ovato-lanceolatis supra glabris vel pilis sparsis tectis et corolla majore distinguitur.

Т у р у s: China Borealis, prov. Schansi, Montes Huang hua schan, 1 VII 1884, G. N. Potanin (LE).

От типового подвида отличается яйцевидными, яйцевидно-ланцетными, сверху голыми или слабоопушенными листьями и более крупным венчиком.

Т и п: Северный Китай, пров. Шаньси, горы Хуан хуа шань, 1 VII 1884, Г. Н. Потанин (LE).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Китай (Цинхай, Ганьсу, Сычуань (сев.), Алашань, Шаньси), Монголия (Хангай), СССР (Даурия).

D. organoides Steph. subsp. *bungeanum* (Schischk. et Serg.) A. Budantz. comb. nov. — *D. bungeanum* Schischk. et Serg. 1937, в Крылов, Фл. Зап. Сиб. 9 : 2322; Шишк. 1954, Фл. СССР, 20 : 446. — *D. organoides* Bunge, 1835, Mém. Prés. Acad. Sci. Pétrsb. Div. Sav. 2 : 562; Ledeb. 1849, Fl. Ross. 3, 1 : 384, non Steph.

Т у р у s: ad fl. Tschujam, 1832, A. Bunge (LE).

Сравнительное изучение гербарного материала *D. bungeanum* Schischk. et Serg. и *D. organoides* Steph., хранящегося в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Московского государственного университета и Главного ботанического сада АН СССР, показало, что некоторые диагностические признаки *D. bungeanum*, такие как окраска и форма центрального зубца прицветников, оказались невыдержанными. К наиболее устойчивым признакам относятся размер венчика (у *D. bungeanum* венчик 17—21 мм дл., у *D. organoides* 7—14) и опушение листьев, в состав которого у *D. bungeanum* входят железистые волоски с длинной ножкой, а у *D. organoides* — с короткой ножкой или почти сидячие. Признаки, характерные для *D. bungeanum*, свойственны растениям, произрастающим в Горном Алтае: хребты Курайский и Шаншальский, а также в Чуйской степи, откуда он и был описан. Растения этого вида, приведенные для территории Монголии (Чернева, 1970; Грубов, 1982; «Флора Восточного Хангая», 1983), неотличимы от *D. organoides*, который распространен в Монголии (берег оз. Хубсугул, Монгольский Алтай, Гобийский Алтай, Хангай и юго-восточные районы), Туве, Горном Алтае, Восточном Казахстане и Тянь-Шане. Слабая морфологическая дифференциация наряду с отсутствием географической обособленности позволяют рассматривать *D. bungeanum* в ранге подвида *D. organoides*.

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 443 с. — Флора Восточного Хангая. М.: Наука, 1983. 185 с. — Чернева О. В. Сем. *Labiatae* Juss. — В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 5. Л.: Наука, 1970, с. 9—96.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 IV 1986.

С. Г. Мусаев

НОВЫЕ НОМЕНКЛАТУРНЫЕ КОМБИНАЦИИ НЕКОТОРЫХ ЗЛАКОВ АЗЕРБАЙДЖАНА

S. G. MUSAJEV. NEW NOMENCLATURE COMBINATIONS OF SOME GRASSES OF AZERBAIJAN

Дано несколько новых номенклатурных комбинаций злаков Азербайджана.

В связи с критическим пересмотром злаков Азербайджана мы пришли к выводу, что некоторые таксоны, ранее установленные в ранге подвидов или разновидностей, заслуживают более высокого таксономического ранга — ранга вида.

1. *Festuca karabaghensis* Musajev sp. nov. — *F. varia* subsp. *euvaria* var. *caucasica* St.-Yves, 1924, Bull. Soc. Bot. Fr. 71 : 119, non *F. caucasica* (Boiss.) Hack. ex Trautv. 1884. — *F. woronowii* subsp. *caucasica* (St.-Yves) E. Alexeev, 1980, Овсяницы Кавказа: 74. Описан с Восточного Кавказа; лектотип (Тарадаг, Meyer, Fl. Cauc. n° 109) в Париже (P), изотип в Ленинграде (LE).

2. *Brachypodium pubescens* (Peterm.) Musajev comb. nov. — *B. gracile* β. *pubescens* Peterm. 1838, Fl. Lips. Excurs. : 70. — *B. sylvaticum* subsp. *pubescens* (Peterm.) Tzvel. 1976, Злаки СССР : 103. Описан из ГДР (окр. Лейпцига).

3. *Dactylis hyrcana* (Tzvel.) Musajev comb. nov. — *D. glomerata* subsp. *hyrcana* Tzvel. 1976, Злаки СССР : 516. Описан из Талыша; тип («Азерб. ССР, Талыш, у правого берега Ленкораньчя, между Ленкоранью и с. Лерик, 500 м, 1 VII 1952, И. и Н. Васильевы») в Ленинграде (LE).

4. *Parapholis longiflora* (Grossh.) Musajev comb. nov. — *Lepturus incurvatus* var. *longiflorus* Grossh. 1939, Вестн. Тифл. бот. сада, 46—47: 40; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 323. — *Parapholis incurva* subsp. *longiflora* (Grossh.) Tzvel. 1976, Злаки СССР : 529. Описан из Восточного Закавказья; лектотип («Prov. Baku, distr. Dzevat, mons Kalmas, an margines lacus salsi, 16 V 1912, Herb. Fl. Cauc. n° 113, G. Woronow») и изотип в Ленинграде (LE).

5. *Stipagrostis szovitsiana* (Trin. et Rupr.) Musajev comb. nov. — *Aristida plumosa* var. *szovitsiana* Trin. et Rupr. 1843. Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 6, 7, 2, Sci. Nat. 5 : 165; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 143—144; Прилипко, 1950, Фл. Азерб. 1 : 146. — *Aristida plumosa* subsp. *szovitsiana* (Trin. et Rupr.) Tzvel. 1967, Список раст. Герб. фл. СССР, 17 : 32. — *Stipagrostis plumosa* subsp. *szovitsiana* (Trin. et Rupr.) Tzvel. 1974, Новости сист. высш. раст. 11 : 71; Увел. 1976, Злаки СССР : 618. Описан из Ирана; тип («In salsi arenosis inter Koi et Sedkodri prov. Azerbeidshan, leg. Szovits») и изотип в Ленинграде (LE).

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Е. Б. Овсяницы Кавказа. М.: Изд-во МГУ, 1980. 141 с. — Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку: Изд-во Аз. фил. АН СССР, 1939, изд. 2-е, т. 1. 325 с. — Жукова Г. И. Род *Brachypodium* Blauv. — В кн.: Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1950, т. 1, с. 364—367. — Исаев Я. М. Роды *Festuca* L., *Dactylis* L., *Lepturus* R. Br. — В кн.: Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1950, т. 1, с. 243—246, 271—283, 312—313. — Прилипко Л. И. Роды *Aristida* L., *Zerna* Panz. — В кн.: Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1950, т. 1, с. 145—147, 287—297. — Цвелев Н. Н. Заметки о некоторых родах злаков (*Gramineae*) флоры СССР. — Нов. сист. высш. раст., 1970, т. 7, с. 42—59. — Цвелев Н. Н. Новые таксоны злаков (*Poaceae*). — Нов. сист. высш. раст., 1974, т. 11, с. 70—72. — Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 8 IV 1986.

С. В. Викулин, А. Е. Бобров

НОВЫЙ ИСКОПАЕМЫЙ РОД *PROTODRYNARIA* (*POLYPODIACEAE*) В ПАЛЕОГЕНОВОЙ ФЛОРЕ ТИМА (ЮГ СРЕДНЕ-РУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ)

S. V. VIKULIN, A. E. BOBROV. A NEW FOSSIL GENUS *PROTODRYNARIA*
(*POLYPODIACEAE*) FROM THE PALEOGENE FLORA OF TIM (THE SOUTH OF THE MIDDLE
RUSSIAN UPLAND)

Описывается новый монотипный род эпифитных папоротников *Protodrynaria* (*Polypodiaceae*) по отпечатку фертильного листа из палеогеновых песчаников пос. Тим (Курская обл.).

Большинство тимских образцов с отпечатками палеогеновых растений, собранных А. Н. Державиным по заданию Геологического комитета в 1900—1901 гг., было исследовано И. В. Палибиным (1901) и хранится в ЦНИГР музее им. Ф. Н. Чернышева (Ленинград). В последующих публикациях о флоре Тима (Палибин, 1930; Пугачева, 1933) были критически пересмотрены материалы А. Н. Краснова (1910, 1911), хранящиеся в лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) (колл. 60). Флору Тима изучал также Я. М. Коваль (1950), однако его коллекция была утрачена во время Великой Отечественной войны.

Новая большая коллекция была собрана в 1982—1983 гг. в Тиме С. В. Викулиным в 1982 г. совместно с С. Г. Жилиным. Ни в одной из упомянутых коллекций папоротники не отмечали. При ревизии и монографической обработке палеофлоры Тима удалось установить, что часть образцов из Тима, собранных Державиным в 1900—1901 гг., не была описана Палибиным, обрабатывавшим эту коллекцию. Штуф песчаника с крупным отпечатком фрагмента листа папоротника (ЦНИГР музей, отдел региональной геологии, зал европейской части СССР, витрина 137-80), обр. 2, колл. 6842(=2035) — один из таких образцов. К этому образцу сохранилась авторская этикетка Державина; в графе «местонахождение» паспорта к коллекции 6842(=2035) фигурирует «Тим».

Авторы выражают признательность С. Г. Жилину и И. А. Ильинской за ценные советы в ходе написания статьи и А. Л. Тахтаджяну за ряд важных замечаний.

Род *Protodrynaria* Vikulin et A. Bobr. gen. nov.

Д и а г н о з. Рахис мощный, листья перистые, синусы глубокие. Сорусы округлые, расположены между жилками второго порядка по обе стороны главной жилки пера, медианно. Жилкование дринариоидное, жилки второго порядка отчетливые.

Т и п р о д а: *P. takhtajanii* Vikulin et A. Bobr. sp. nov.

О б о с н о в а н и е установления рода. Для ископаемого папоротника характерно своеобразное сочетание признаков строения листа, не свойственное ни одному из современных родов сем. *Polypodiaceae*. Ископаемый таксон сочетает признаки строения листьев преимущественно двух современных родов *Drynaria* и *Crypsinus*. Перистый лист *Protodrynaria* имеет мощный рахис, характерный для современного *D. quercifolia* (L.) J. Sm. Округлые сорусы, расположенные на перьях медианно, несколько отступя от рахиса, сближают ископаемый папоротник с такими видами рода *Drynaria*, как *D. mollis* Bedd., *D. propinqua* (Wall.) J. Sm., *D. sinica* Diels, и особенно с некоторыми видами рода *Crypsinus*, в частности с *C. laciniatus* (Presl.) Holttum. Отчетливые боковые жилки, наклоненные под углом около 70° к главной жилке пера, позволяют сближать ископаемый папоротник также с листьями некоторых видов рода *Crypsinus* (*C. laciniatus*).

Таким образом, перистый лист с глубокими синусами, мощный рахис и округлые сорусы, расположенные медианно в ячейках, образуемых вторичными (боковыми) жилками пера, — все эти признаки строения листа в совокупности

Морфологические признаки листьев *Protodrynaria takhtajanii*
и некоторых современных видов *Drynaria* и *Crypsinus*

	<i>P. takhtajanii</i>	<i>D. mollis</i>	<i>D. sinica</i>	<i>D. propinqua</i>	<i>D. quercifolia</i>	<i>C. laciniatus</i>
Длина листа (см)	30 (полная длина более 30)	20	35	35	До 50 и более	35
Ширина листа (см)	14 (полная ширина около 17 (?))	9	9	15	30 и более	15—16
Текстура листьев	Кожистая	Слабокожистая	Травянистая	Слабокожистая	Кожистая	Слабокожистая
Диаметр рахиса (мм)	5	2	2	3	5	2
Число перьев	Более 18	10	25 и более	16	14	10
Ширина пера (см)	1	1	1	1	3.5	1.7
Углы отхождения пера от рахиса (в градусах): в верхней части листа	45—50	45	45	30—45	30—45	45—50
в нижней части листа	80	90	90	80—90	80—90	От 90 до 100
Окрыление рахиса: сильное	—	—	—	—	+	+
слабое	+	+	+	+	—	—
Характер края перьев	Цельнокрайный			Мелкого-родчатый	Слегка волнистый	Городчатый
Сорусы вдоль главной жилки пера	+	+	+	+	Сорусы по всей поверхности пера	+

позволяют говорить о родстве ископаемого папоротника с некоторыми близкими современными родами сем. *Polypodiaceae* (так называемый *Drynaria-complex*), а именно родами *Crypsinus*, *Drynaria*, *Aglaomorpha*, а также с тропическими видами рода *Polypodium* (Nayar, 1961; Sota, 1975; Roos, 1985) (см. таблицу).

Protodrynaria takhtajanii Vikulin et A. Bobr.

(табл. I, 3; табл. II, 4)

Д и а г н о з. Листья крупных размеров с мощным рахисом, перистые. Перья со слегка волнистым краем, окрыление рахиса выражено умеренно. Главная жилка пера толстая, боковые жилки отходят под углом 70°. Округлые сорусы расположены парами в ячейках, образуемых жилками второго порядка по обе стороны главной жилки пера. Сорусы изредка отсутствуют на одной из сторон пера.

О п и с а н и е. Длина сохранившейся части листа около 30 см, а весь лист был, вероятно, более 50 см дл. Диаметр рахиса в средней части около 4 мм, у основания — примерно 5. В верхней части листа перья отходят под углами 30—40°, в нижней части — под более открытыми углами (около 80° и более). Жилкование четкое; от главной жилки пера отходят боковые под углом 65—70°, не доходя до края пера. Сорусы расположены медианно, встречаются преимущественно на перьях верхней части листа. Ширина отдельных перьев — около 1 см. Длина сохранившихся участков перьев до 5, общая длина перьев была не менее 7 см.

Г о л о т и п. ЦНИГР музей им. Ф. Н. Чернышева, колл. 6842 (=2035), обр. 2, сборы Державина 1900—1901 гг., верхний эоцен—нижний олигоцен, пос. Тим, Курская обл. — табл. I, 3; II, 4.

С р а в н е н и е. *P. takhtajanii* — единственный вид нового ископаемого рода. Степень сохранности отпечатка позволяет уверенно отнести папоротник из Тима к группе современных близких друг другу родов подсем. *Drynarioideae* (комплекс *Drynaria*) и сблизить их с современными гималайско-китайскими видами (см. таблицу). По признакам жилкования перьев *Protodrynaria* ближе всего к представителям рода *Crypsinus* (особенно к *C. laciniatus*), по очертанию листа и развитым синусам — к видам рода *Drynaria* и некоторым видам рода

Polypodium s. l., по характеру расположения сорусов и их величине — к ряду видов секции *Drynaria* рода *Drynaria* — *D. mollis*, *D. sinica*, *D. propinqua*, *D. quercifolia* (табл. I, 1, 2, 4; II, 1, 2, 3).

У *P. takhtajanii* трофофиллы не сохранились, возможно, что их и не было. Отсутствие трофофиллов обычно является критерием для отнесения таких форм к родам, близким *Drynaria* (например, *Aglaomorpha*), хотя у *D. sinica* и *D. propinqua* встречаются экземпляры без трофофиллов.

В палеоботанической литературе отсутствуют достоверные определения дриналиоидных папоротников. Так, например, описанный по одному перу *Polypodium schrotzburgense* Heer (Heer, 1859) сравнивается с современным *Drynaria ireoides* Lam.¹ Однако по признакам жилкования *P. schrotzburgense* не может быть сближен с дриналиоидными папоротниками. Лишь немногие определения ископаемых полиподиевых вполне достоверны. Среди них, например, *Polypodium palaeopectinatum* Kolak. из плиоценовой флоры Кодора (Колаковский, 1957, 1964).

Изученность современных видов, относимых к роду *Drynaria*, неодинакова, а монография рода еще не написана. Имеются небольшие статьи и региональные обработки отдельных видов во флорах Малайзии, Шри-Ланки, Китая (Ching, 1940; Nayar, Kachroo, 1953; Nayar, 1961; Holttum, 1955; Ito, 1974).

Большинство видов современных дриналиоидных папоротников — крупные эпифиты. Их листья достигают 0.5 м и более в длину. Эти папоротники часто произрастают по горным ущельям и речным долинам на мшистых стволах деревьев в смешанных лесах из представителей *Quercus*, *Castanopsis*, *Magnolia*, *Rhododendron*, видов *Lauraceae*. Такие леса с разнообразными вечнозелеными видами очень характерны для гор провинции Юннань (Китай), Северного Таиланда, Бирмы, для Гималаев и гор Кхасия (Южная Индия) на высотах 300—1000 м над ур. м. и выше (Bir, Shukla, 1971; Iwatsuki, 1972; Ching, 1979; Gurung, 1985).

Можно предположить, что и *Protodrynaria takhtajanii* также обитал в ущельях или долинах рек.²

В составе переходной и смешанной по составу палеофлоры Тима многие виды имеют субтропическое и тропическое родство. Среди них *Magnolia takhtajanii* Pnevа, *Litsea primigenia* (Ung.) Takht., *Neolitsea kryshstofovichii* Baik., *Cinnamomum* sp., *Steinhauera subglobosa* Presl (*Altingiaceae*), виды *Quercus* и *Castanopsis* с цельнокрайными и зубчатыми листьями. Теплоумеренных листопадных элементов значительно меньше, это *Populus populina* (Brongn.) E. Knobloch, *Acer tricuspidatum* A. Br. et Agass.

А. Н. Криштофович (1938:82) писал, что тимская флора «... тяготеет к так называемым „полтавским“ флорам Украины, преимущественно, по моему мнению, эоценовым...». Наличие волинских³ («полтавских») элементов во флоре Тима свидетельствует о том, что возраст тимских флороносных песчаников не выходит за пределы палеогена и относится скорее всего к интервалу верхний эоцен—нижний олигоцен (Жилин, 1984, 1986).

Находка *Protodrynaria* — эпифитного папоротника тропического родства во флоре Тима — сопоставима с находкой папоротника *Hausmannia* в эоценовых песчаниках Волыни, которая, по мнению Криштофовича, сообщает этой флоре древний оттенок (Криштофович, 1957). *Protodrynaria takhtajanii* по своей экологической приуроченности наряду с упомянутыми ископаемыми видами тропического и субтропического родства тяготеет к комплексам горных лесов муссонного типа, характерных для субтропиков и тропиков Юго-Восточной Азии.

¹ К тому же современные систематики относят *D. ireoides* к роду *Polypodium* под названием *P. irregulare* Link.

² R. Potonié (1953) указывает, что присутствие «тропических» папоротников в палеофлоре не обязательно является признаком высоких температур в зоне их произрастания, так как в современных тропиках они чаще встречаются на значительной высоте над уровнем моря.

³ М. А. Ахметьев (1984), поддерживая предложения о переименовании «полтавской флоры» (Жилин, 1984), указывает, что С. Г. Жилин подчеркнул исторический нонсенс, в результате которого возраст «полтавской флоры» юга СССР оказался неадекватным возрасту полтавского яруса, характеризующегося совсем иным типом флоры — теплоумеренной, а не субтропической.

Ахметьев М. А. Коллоквиум по флорам пограничных слоев эоцена—олигоцена на территории СССР. — Палеонтол. журн., 1984, № 2, с. 127. — Жилин С. Г. Основные этапы формирования умеренной лесной флоры в олигоцене—раннем миоцене Казахстана. — Комаровские чтения, 23, 1984. 112 с. — Жилин С. Г. Смена экологических типов флоры на Украине и юге Среднерусской возвышенности в конце палеогена—начале неогена. — В кн.: Проблемы палеоботаники, 1986. Л.: Наука, с. 76—91. — Коваль Я. М. Материалы для изучения полтавского яруса. I. Новые данные о тимском месторождении третичной флоры. — Зап. геолог. фак. Харьков. ун-та, 1950, т. 10, с. 75—81. — Колаковский А. А. Первое дополнение к кодорской плиоценовой флоре (Меоре-Атара). — Тр. Сухум. бот. сада АН ГССР, 1957, вып. 10, с. 1—120. — Колаковский А. А. Плиоценовая флора Кодора. Сухуми: Изд-во АН ГССР, 1964. 230 с. — Краснов А. Н. Начатки третичной флоры Юга России. Харьков, 1910. 108 с. — Краснов А. Н. Начатки третичной флоры Юга России. — Тр. Об-ва испыт. природы Харьков. ун-та, 1911, т. 44, с. 147—253. — Криштофович А. Н. Миоценовая флора Украины и ее связь через Урал с третичной флорой Азии. — В кн.: Сборник памяти акад. А. В. Фомина. Киев: Изд-во АН УССР, 1938, с. 73—105. — Криштофович А. Н. Палеоботаника. Л.: Гостехиздат, 1957. 650 с. — Палибин И. В. Некоторые данные о растительных остатках белых песков и кварцевых песчаников Южной России. — Изв. Геолог. ком., 1901, т. 20, с. 447—506. — Палибин И. В. Олигоценовая флора тимского кварцевого песчаника. — Изв. ГГРУ, 1930, т. 49, № 2, с. 249—260. — Пугачева А. Об ископаемом плюще (*Hedera eichwaldii* P. lib.) из тимских песчаников. — Сов. бот., 1933, № 5, с. 145—147. — Bir S. S., Prem Shukla. Pteridophytic flora of Simla Hills (North Western Himalaya). Families: *Loxogrammaceae* and *Polypodiaceae*. — Nowa Hedwigia, 1971 (1972), Bd 21, Hf 1, S. 193—224. — Ching R. C. On natural classification of the family *Polypodiaceae*. — Sunyatsenia, 1940, N 5, p. 201—268. — Ching R. C. The Himalaya as a centre of concentration for the south-eastern asiatic polypodiaceous ferns. — Acta Bot. Yunn., 1979, vol. 1, N 1, p. 23—31. — Gurung V. L. Ecological observations on the pteridophyte flora of Langtang national park, Central Nepal. — Fern Gaz., 1985, vol. 13, N 1, p. 25—32. — Heer O. Die tertiäre Flora der Schweiz. Winterthur, 1859. 101 S. — Holttum R. E. A revised flora of Malaya. Vol. II. Ferns of Malaya. Singapore, 1955. — Ito H. Ferns of Indo-China and Thailand collected by Dr. Hayata in 1917 and 1921. — J. Jap. Bot., 1974, vol. 49, N 4, p. 97—104. — Iwatsuki K. Phytogeography of the pteridophytes in Northern Thailand. — Acta Phytotax. Geobot., 1972, vol. 25, N 2—3, p. 69—78. — Nayar B. K. *Drynaria* and *Pseudodrynaria*. Lucknow, 1961. 30 p. — Nayar B. K., Kachroo P. Studies in *Polypodiaceae*. I. Contributions to the morphology of *Drynaria* Bory: *D. quercifolia* (L.) J. Sm. and *D. propinqua* (Wall.) J. Sm. — Phytomorphology, 1953, vol. 3, N 4, p. 411—428. — Potonié R. Zur Paläobiologie der karbonischen Pflanzenwelt. Ökologische Zeugnisse der Karbonflora zur Kohlenbiogenie. — Naturwiss., 1953, Bd 40, N 4, S. 119—127. — Roos M. C. New combinations in *Aglaomorpha* Schott (*Polypodiaceae*). — Blumea, 1985, vol. 31, N 1, p. 153. — Sota E. R., de la. Clasificación y filogenia de las *Polypodiaceae* (*Filicopsida*—*Pteridophyta*). — Informes 15, La Plata (Argentina), 1975. 46 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 VI 1986.

УДК 582.948.2(575.4)

Бот. журн., т. 72, № 1

Л. М. Раенко

НОВЫЕ ТАКСОНЫ СЕМЕЙСТВА *BORAGINACEAE* ИЗ ТУРКМЕНИИ

L. M. RAYENKO. NEW TAXA OF THE FAMILY *BORAGINACEAE* FOR TURKMENIA.

Дается описание нового вида рода *Lappula* из Кугитанга, кроме того, 3 вида приводятся впервые для Туркмении.

Во время полевых исследований 1985 г. в Туркмении (Кугитанг, Центральный Копетдаг) и при просмотре гербария Института ботаники АН ТССР мы выявили несколько видов, ранее для флоры Туркмении не отмечавшихся. Среди них прежде всего следует отметить находку в Кугитанге нового вида рода *Lappula*, который мы описываем ниже. Гербарный материал по всем видам хранится в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и в Гербарии Института ботаники АН Туркменской ССР (ASH).

Lappula nevskii Raenko sp. nov. — Planta perennis; radix tenuis, verticalis; caules pauci, erecti, firmi, 30—40 (50) cm alti, parce appresse pilosi, foliosi, foliis rosulae radicalis fructificatione viridibus (vivis). Folia basi angustata, 6—10 cm longa, 5—8 mm lata, obtusa, utrinque sparse patenter pilosa; caulina sessilia, 2—4.5 cm longa, ad 5 mm lata, superiora ad 1 cm longa et 5 mm lata, acutiuscula, margine setosa. Corolla ei myosotidis conformis, coerulea, tubo calyce brevior, limbo rotato ad 5 mm in diam., lobis ovato-orbicularibus. Calyx sub anthesi 2 mm longus, appresse pilosus, lobis linearibus fructificatione vix auctis (ad 3 mm longis) ascendentibus fructum laxe amplexantibus, pedicellis ad 3 mm longis. Fructus conoidei, 2—2.5 mm alti, stylo tenui supra apices nucularum ad 1 mm exserto coronati; nuculae dorso triangulari-ovoideae, disco conformi, lateribus discoque nitentes, plerumque albo-tuberculatae, tuberculis minutis apice acumine brevi piliformi saepe terminatis, carina vix distincta, superne spinulis 1—2 glochidiatis notata, disco margine subrevoluto spinulis glochidiatis sat longis, 1—1.5 (2) mm longis, notato, in parte inferiore dilatata interdum serie supplementaria spinularum ornato.

Typus: Turcomania, jugum Kugitang, prope pagum Chodzha—Filata, canno Dzhimadere, in parietibus, 21 V 1985, L. Raenko.

Affinitas. A *L. subcaespitosa* M. Pop., cui affinis est, indumento totius plantae parciore, caule folioso et spinulis glochidiatis pro medio longioribus — 1—1.5 (2) mm, nec 0.5—1 (1.3) mm longis — differt.

Многолетник; корень тонкий, вертикальный, стеблей несколько, прямостоячих, крепких, 30—40 (50) см выс., скудно опушенных прижатыми волосками, стебли облиственные, с сохраняющейся при плодоношении живой прикорневой розеткой; прикорневые листья с оттянутым основанием, 6—10 см дл., 5—8 мм шир., тупые, с обеих сторон редко оттопыренно волосистые; стеблевые — сидячие, 2—4.5 см дл., до 5 мм шир., верхние — до 1 см дл. и 5 мм шир., островатые, по краю щетинистые. Венчик незабудковый, голубой, с трубкой короче чашечки, с колесовидным отгибом до 5 мм в диам., с яйцевидно-округлыми лопастями; чашечка в цвету 2 мм дл., прижато пушистая, с линейными дольками, которые при плодах мало удлиняются (до 3 мм дл.) и восходяще поднимаются кверху, свободно охватывая плод; плодоножки до 3 мм дл.; плоды конусовидные, 2—2.5 мм выс., увенчанные тонким столбиком, приподнимающимся над верхушками орешков до 1 мм; орешки со спинки треугольно-яйцевидные, с таким же диском, бока и диск орешка глянцевые, обычно покрыты мелкими белыми бугорками, верхушка которых часто несет волосовидное короткое остроконечие; киль диска чуть обозначен, в верхней части с 1—2 шипиками с якорной головкой; край диска — чуть завороченный — несет довольно длинные, 1—1.5 (2) мм дл., якорные шипики, иногда в нижней расширенной части развигается дополнительный ряд коротких шипиков.

Тип. Туркмения, хр. Кугитанг, район кишлака Ходжа-Филь-ата, каньон Джимадере, на стенках, 21 V 1985, Л. Раенко.

Родство. Близок к *L. subcaespitosa* M. Pop., от которого отличается слабым опушением всего растения, густо облиственным стеблем и в среднем более длинными якорными шипиками — 1—1.5 (2) мм, а не 0.5—1 (1.3) мм.

Исследованные экземпляры: Узбекистан, хр. Кугитанг, ущелье Баглы-Дара, кленовик, 29 V 1985, Ф. О. Хасанов; хр. Кугитанг, близ кишлака Кампыртепе, шибляк, 1300 м над ур. м., 13 V 1983, Ф. О. Хасанов.

Myosotis arvensis (L.) Hill. — Впервые приводится для территории Туркмении. Довольно распространенный вид в Европе, реже встречается в Средней Азии. В Туркмении собран 2 VI 1978 Э. М. Сейфулиным и П. Чопановым в Каракалинском р-не в ущелье Гюен, по дну щели.

Myosotis propinqua (Turcz.) A. DC. — Встречается на Кавказе, обычен в Северном Иране. Впервые найден в Туркмении 21 V 1980 А. Гельдихановым в Каракалинском р-не, по дну ущелья Хатын-Ага, вдоль ручья.

Nonea pulla (L.) DC. — Растет в равнинной части Северного Тянь-Шаня, в европейской части СССР, на Кавказе, в Сибири, Иране, Афганистане. Первое местонахождение в Туркмении — Центральный Копетдаг, по тропе на вершину Чопандаг, среди камней, 18 VI 1985, Л. М. Раенко.

Попов М. Г. Сем. Бурачниковые — *Boraginaceae*. — В кн.: Флора СССР. Т. 19. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 97—691. — Попов М. Г., Федченко Б. А. Сем. *Boraginaceae* — Бурачниковые. — В кн.: Флора Туркмении. Т. 6. Ашхабад: Изд-во Туркм. фил. АН СССР, 1954, с. 70—132. — Riedl H. *Boraginaceae*. — In: Rechinger K. H. Flora Iranica, Graz: Akad. Druck- u. Verlagsanstalt, 1967. 281 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 III 1986.

УДК 582.275

Бот. журн., т. 72, № 1

Н. Г. Клочкова

НОВЫЕ РОД И ВИД КОРАЛЛИНОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ (*CORALLINALES*, *RHODOPHYTA*) ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ СССР

N. G. KLOZCOVA. A NEW GENUS AND SPECIES OF CORALLINE ALGAE (*CORALLINALES*, *RHODOPHYTA*) FROM THE SEAS OF THE FAR EAST OF THE USSR

По материалам из Японского моря описываются новые род и вид кораллиновых водорослей *Masakia bossiellae*, являющийся полупаразитом дальневосточных видов рода *Bossiella*. Обсуждаются отличия нового рода от остальных родов порядка, и в том числе паразитических.

В ходе исследования дальневосточных видов рода *Bossiella* — *B. cretacea* (P. et R.) Johansen и *B. compressa* Kloczc. — нам неоднократно встречались растения с отдельными неестественно раздутыми члениками. Вздутия внешне были похожи на те, которые возникают на травмированных участках слоевищ у видов рода *Bossiella* в результате активного функционирования дополнительной периталлиальной меристемы и неравномерного разрастания появляющейся при этом адвентивной коры. В отдельных случаях крупные вздутия имели чуть выраженные мелкие членики. Далее было обнаружено, что на этих структурах развиваются концептакулы, принципиально отличающиеся от концептакулов видов рода *Bossiella* способом образования, строением внутренней полости и крышки, размерами карпоспор и сперматиев. Это указывало на то, что наросты являются самостоятельным видом — эпibiонтом *Bossiella*. Особенности строения вегетативной и репродуктивной систем не позволяют отнести его ни к одному из известных родов пор. *Corallinales*. На этом основании мы описываем новый род *Masakia*. Название ему даем в честь профессора Хакодатского университета Томитаро Масаки.

Род *Masakia* Kloczc. gen. nov. — Strumae deformes in *Bossiella*, 2—4 mm in diametro cum cormo sparsa erecto atque ex 1—2 intergeniculis. Intergeniculis multizonales sunt. Zonae aequimagnae sunt. Cellulae zonarum erectae (sunt). Geniculis unizonales. Cellulae confluentis saepe in parte perithallii et hypothallii. Conceptacula femina et conceptacula mascula in parte crastae et in parte articulatae disposita. Conceptacula primordialia confluentur. Cavum conceptacularum in statu maturum universum deadalum. Operculum conceptacularum fere planum aut convexulum perforatum e 1—8 poris. *Bossiella* hemiparasita.

Род *Masakia* Kloczc. gen. nov. — Бесформенные желваки на *Bossiella* 2—4 мм в поперечнике, с редкими вертикальными побегими, состоящими из 1—2 члеников. Членики мультizonальные. Зоны равновеликие. Клетки зон прямые. Геникулы однозонные. Клеткостения осуществляются в периталлии и гипоталлии. Концептакулы женские и концептакулы мужские образуются в коровой и членистой частях. Зародышевые концептакулы сливаются. Полость зрелых концептакулов единая, причудливая. Крышки концептакулов почти

плоские или слабовыпуклые, перфорированные 1—8 порами. Полупаразит *Bossiella*.

Примечание. Род *Masakia* хорошо отличается от остальных родов кораллиновых водорослей. Он единственный в порядке характеризуется необызательным развитием у каждого растения вертикальных членистых побегов. У представителей остальных известных родов пор. *Corallinales* сочленения и членики или никогда не развиваются, или образуются всегда. Кроме того, у *M. bossiellae* концептакулы формируются как на членистой, так и на корообразных частях слоевища. У остальных членистых кораллиновых, даже самых примитивных, имеющих редуцированные до 2—14 члеников, как у *Chicharea*, или 1—2 члеников, как у *Yamadarea*, вертикальные побеги, концептакулы развиваются только на члениках и никогда на базальной корке. И, наконец, описываемый вид характеризуется постоянным слиянием однопоровых концептакулов и возникновением в результате этого многопоровых крышек. У остальных родов порядка слияние концептакулов наблюдается в исключительно редких случаях при активном плодоношении, а многопоровые крышки, характерные для группы родов корковых кораллиновых, возникают над единой как по форме, так и по способу образования полостью концептакула.

***Masakia bossiellae* Kloczc. sp. nov.** — Superficies deformis. Ramulus articulatus 0.8—1.6 mm altus. Geniculi 300—400 mkm alta ad 160 mkm crassitiem. Filamenti hypothalliorum appropinquati. Cellulae hypothalliorum elongato-cilindrribus 54—79 mkm alta, 10—16 mkm lata. Filamenti perithalliorum laxi. Cellulae perithalliorum basi 28—52 mkm alta, 8—12 mkm lata, apice subrectangulares aut subquadratae 12—20 mkm alta, 8—16 mkm lata. Epithallium monostromaticum non photosyntheticum. Cellulae epithalliorum rotundato-multangularum ad 12 mkm in diametro, 4 mkm alta. Cuticula tenuis. Meristema apicalis. Cellulae meristemae 18—42 mkm alta, 10—16 mkm lata. Operculum conceptacularum deforme, lobatum, tortuosum. Universalis fusia-cellula absens. Filamenti gonimoblasti e tribus cellulis componuntur. Spermatangia globosa, 2.5—3.2 mkm in diametro. Plantae dioicae.

Т у п у с. URSS: Rossia, Mare Japonicum, sinus Vostok, A. Dragun. In Instituto Biol. Maris Centri Orientis Extremi Acad. sci. URSS (Vladivostok) conservatur.

***Masakia bossiellae* Kloczc. sp. nov. (рис. 1—4).** — Слоевище 2—5 мм в поперечнике, плотно соединено нижней поверхностью с члениками *Bossiella*. Поверхность растений матовая, серовато-розового, чуть более светлого, чем у *Bossiella*, цвета, неровная, со вздутиями или слабо выраженными выростами. Выросты простые или чуть разветвленные, короткие, широкоцилиндрические или сдавленные, иногда отделяются от остального слоевища необызвествленными сочленениями. Внутренняя часть слоевища отчетливо дифференцирована на гипоталлий, периталлий и эпиталлий. Гипоталлиальная ткань хорошо развита, образована более или менее сомкнутыми нитями. Длина клеток гипоталлия в основании нитей чуть больше или равна ширине, к вершине превышает ширину в 1.5—2.5 раза. Периталлиальные нити расположены рыхло. В основании этих нитей клетки длинноцилиндрические, 28—52×8—12 мкм, у вершины — округло-прямоугольные или субквадратные, 12—20×8—16 мкм. Эпиталлий нефотосинтезирующий, однослойный, образован утолщенными округло-многоугольными плотно сомкнутыми клетками до 12 мкм в поперечнике и 4 мкм высоты, покрыт кутикулой. Клетки меристемы 18—42×10—16 мкм, почти равны или чуть крупнее соседних клеток периталлия, располагаются под эпиталлием. Сочленения однозонные, 300—400 мкм выс. и до 110 мкм в поперечнике, образованы пучком длинноцилиндрических толстостенных клеток, встречаются не у каждого растения. Клетки слоевища, расположенные под сочленениями, почти тех же размеров, что и в соседних участках периталлия. Над сочленениями, в члениках, они длинноцилиндрические, собраны в поперечные зоны 32—40 мкм высоты. Зоны отчетливо различимы в основании члеников и расплывчаты и неопределенны у его вершины. Боковые клеточные анастомозы широкие, почти во всю длину клетки, многочисленные.

Концептакулы закладываются тесными группами по 1—4 (8) у самой поверхности слоевища. Сразу же под клетками периталлиальной меристемы,

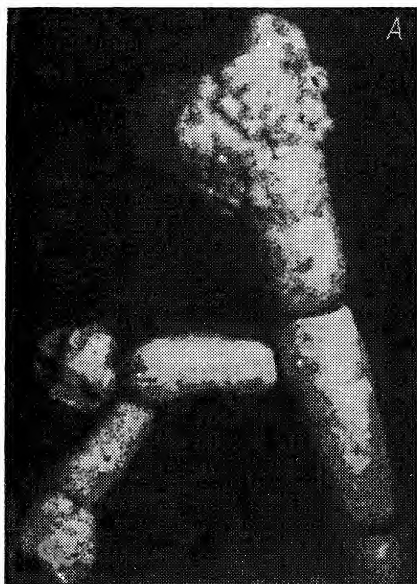


Рис. 1. *Masakia bossiellae* на апикальных (А) и на интеркалярных (Б) члениках *Bossiella cretacea*.

по мере созревания, еще на ювенильной стадии они сливаются. Возникает общая полость причудливых очертаний с неровным дном и глубокими боковыми карманами. Внутренние перегородки слившихся концептакулов частично или полностью разрушаются, крышки соединяются. По мере развития фертильного комплекса над слившимися концептакулами формируется единая крышка до 60 мкм толщ. Ее образуют 3—6-клеточные нити. Клетки этих нитей в основании округло-цилиндрические, $3-8 \times 2$ мкм, к вершине длиннотрубчатые, до $17-20 \times 7-8.5$ мкм. Терминальные клетки более крупные, с раздутой верхушкой, обычно без эпителии. На срезах нити крышки интенсивно окрашиваются гематоксилин-эозином и сильно отличаются от окружающих нитей вегетативной части слоевища. У прокарповых концептакулов крышки вогнутые, у зрелых женских и мужских — плоские, чуть более темного, чем остальное слоевище, цвета, перфорированные 1—8 порами самой разнообразной формы от неправильно округлой до вытянуто извилистой и многолопастной, повторяющей неправильные очертания внутренней полости. Окружающая крышку ткань образует небольшой, чуть нависающий над нею валик. В женских концептакулах после оплодотворения единая плацентарная клетка не образуется. Вместо нее формируются отдельные крупные слияния клеток. От их верхней поверхности отходят короткие гонимобластомные нити. Их терминальные клетки превращаются в карпоспоры $20-30 (60) \times 12-22$ мкм. Мужские концептакулы более мелкие, чем женские, образуются сходным образом. Материнские клетки сперматангиев короткие, субквадратные, выстилают всю внутреннюю полость концептакула и разделяются редкими парафизами. Сперматидии шаровидные, $2.5-3.2$ мкм в поперечнике, собраны в короткие цепочки. Женские и мужские концептакулы встречаются на разных растениях. Бесполое концептакулы не обнаружены.

Полупаразит видов рода *Bossiella*. Обычно встречается на члениках средней и верхней частей слоевища, на *B. cretacea* гораздо чаще, чем на *B. compressa*. Широко распространена в советских территориальных водах Японского моря от залива Чихачева (52° с. ш.) до залива Посыета ($42^\circ 30'$ с. ш.) у материка и от залива Делангеля до мыса Крильон у западного Сахалина, у о. Монерона. По всему ареалу встречается на глубинах 2—25 м.

Г о л о т и п: СССР, Японское море, залив Восток, глубина 8 м, на *Bossiella cretacea*, 20 VI 1982, А. Драгун. Хранится в Институте биологии моря ДВНЦ АН СССР, г. Владивосток.

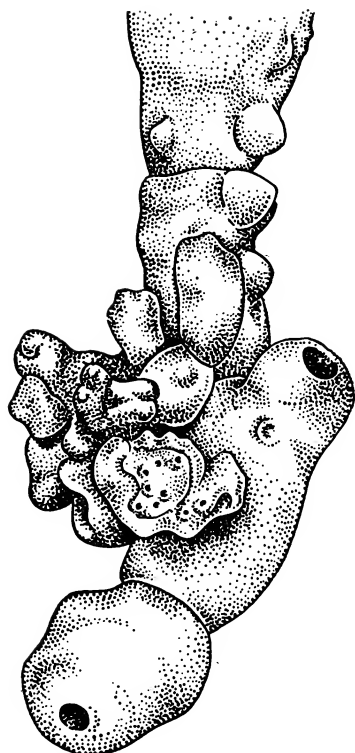


Рис. 2. *Masakia bossiellae* на *Bossiella compressa*.

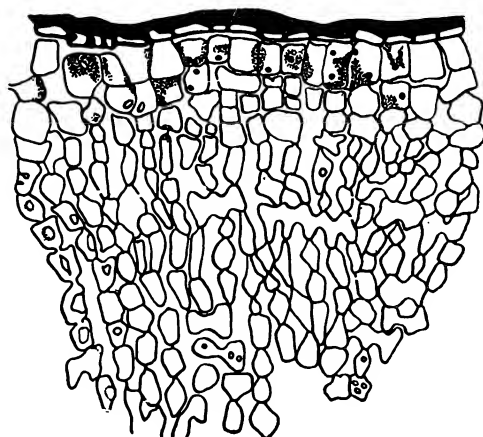


Рис. 3. Продольный срез вегетативной части слоевища *Masakia bossiellae*.

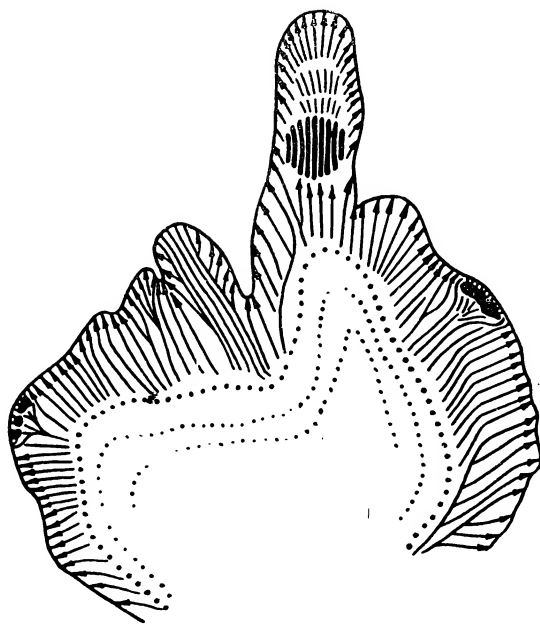


Рис. 4. Схематическое изображение продольного среза слоевища *Masakia bossiellae*.

Между кораллиновыми водорослями, поселяющимися друг на друге, наблюдаются самые разнообразные отношения. В самых распространенных случаях представители одних видов развиваются на поверхности других без образования каких-либо контактов между клетками хозяина и эпibiонта. Большинство этих видов сохраняет способность расти на других субстратах: каменистых грунтах, раковинах моллюсков и т. д. Такие виды, как *Clathromorphum reclinatum* (Foslie) Adey, *Mesophyllum conchatum* (Setch. et Foslie) Adey et Johansen, виды рода *Tenarea* Bory и некоторые другие, утратили эту способность и встречаются в природе только как облигатные эпифиты кораллиновых или других водорослей. При изучении одного из видов рода *Tenarea* (Cabioch, 1979) было показано, что ткани растения-хозяина, находящиеся под эпифитом, последовательно, слой за слоем, разрушаются. Эти отношения между хозяином и эпibiонтом J. Cabioch предложила считать полупаразитическими.

В более сложных случаях между кораллиновыми, поселяющимися друг на друге, устанавливаются более тесные, паразитические отношения. Для обсуждаемого порядка известны 5 монотипических паразитических родов: *Chaetolithon* Solm., *Choreonema* Schmitz, *Ezo* Adey, Masaki et Akioka, *Kvaleya* Adey et Sperapani и *Schmitziella* Bornett et Batter. Все они, за исключением последнего, являются адельфапаразитами кораллиновых. *Schmitziella* — аллопаразит *Cladophora pellucida* Kützinger. Как недавно было показано (Woelkerling, Irvine, 1982), этот род следует рассматривать скорее в составе сем. *Acrochaetiaceae*, чем. сем. *Corallinaceae*.

Виды приведенных родов демонстрируют различные способы и степень проникновения в ткани хозяина и разную степень морфологической редукции вегетативных структур слоевища. Представители родов *Kvaleya* и *Ezo* — наружные паразиты, полностью лишённые пигмента и в питании целиком зависящие от хозяина. Они характеризуются более или менее развитыми внешними структурами и слабо развитой эндофитной системой. Споры этих растений вначале прорастают на поверхности хозяина и образуют зачаточные слоевища, потом некоторые базальные клетки развивающегося паразита преобразуются в ризоидообразные выросты — гаустории, которые прорывают кутикулу хозяина, неглубоко проникают в его ткани и внедряются в отдельные клетки (Adey, Sperapani, 1971; Adey e. a., 1974). Представители родов *Choreonema* и *Chaetolithon* — внутренние паразиты кораллиновых. Их вегетативные структуры целиком развиваются в тканях хозяина, а на его поверхности образуются только концептакулы с органами размножения. Редукция зрелого таллома у этих родов доходит до постоянного состояния протонемы. Случаи прорывания клеток хозяина у них не известны. Они, как виды *Kvaleya* и *Ezo*, лишены пигмента, питаются за счет хозяина и, следовательно, являются также голопаразитами.

Для определения жизненной формы описываемого нами вида изучался характер его взаимоотношений с растениями рода *Bossiella*. Было обнаружено, что слоевища *Masakia* и *Bossiella* в месте соединения состоят из клеток, сходных по форме, размерам, пигментации. Четкая граница между ними не просматривается. Ткани обоих видов на стыке слоевищ как бы врастают и смешиваются друг с другом. При этом клетки того и другого образуют непрерывную нить. Это с очевидностью указывает на то, что соединение *Masakia* и *Bossiella* осуществляется посредством вторичных поровых связей. Других способов межклеточных контактов между этими растениями мы не наблюдали.

Образование вторичных поровых связей между клетками хозяина и эпibiонта в отделе *Rhodophyta* было известно и ранее (Edelstein, 1972; Lee, Kurogi, 1978; Nonomura, 1979, и др.). В пор. *Corallinales* оно обнаружено впервые. Наличие или отсутствие этого типа межклеточных контактов в вегетативных тканях кораллиновых — важнейший таксономический признак, используемый для дифференциации родов этого порядка. В тканях видов *Masakia* и *Bossiella* вторичные поры не встречаются, поэтому их образование между клетками того и другого при соединении слоевищ этих видов кажется несколько удивительным. Объясняется это, по-видимому, принадлежностью обсуждаемых родов к одному порядку, характеризующемуся наличием вторичных пор у многих других родов и видов, а также таким близким родством *Masakia* и *Bossiella*,

при котором между их клетками возможны прямые цитоплазматические контакты. О близкородственной связи этих видов свидетельствует огромное сходство их вегетативных тканей. Оно настолько велико, что если бы различия в строении генеративных структур и размерах карпоспор и спермациев не были столь резкими, то растения *Masakia* вполне можно было бы принять за галлообразные структуры *Bossiella*.

В отличие от наружных паразитов кораллиновых *Kvaleya* и *Ezo* клетки *Masakia* пигментированы, следовательно, растения этого вида способны к фотосинтезу и его правильнее считать полупаразитом *Bassiella*.

ЛИТЕРАТУРА

- Adey W. H., Masaki T., Akioka H. *Ezo epiyessoense*, a new parasitic genus and species of *Corallinaceae* (Rhodophyta, Cryptonemiales). — Phycol., 1974, vol. 13, N 4, p. 328—344. — Adey W. H., Sperapani C. P. The biology of *Kvaleya epilaeva*, a new parasitic genus and species of *Corallinaceae*. — Phycologia, 1971, vol. 10, N 1, p. 29—42. — Cabioch J. Sur un nouveau cas de semi-parasitisme chez les Corallinacees Rhodophycies : le *Dermatolithon corallinae* (Crouan) Foslie. — C. R. Acad. Sci., 1979, t D 288, N 20, p. 1533—1535. — Edelstein T. *Halosaccicolax lundii* sp. nov., a new red algae parasitic on *Rhodymenia palmata* (L.) Grev. — Br. Phycol. J., 1972, vol. 7, p. 249—253. — Lee I. K., Kurogi M. *Neohalosaccicolax aleutica* gen. et sp. nov. (Rhodophyta), parasitic on *Halosaccion minijaii* I. K. Lee from the North Pacific. — Br. Phycol. J., 1978, vol. 13, p. 131—139. — Nonomura A. M. Development of *Janczewskia morimotoi* (Ceramiales) on its host *Laurencia nipponica* (Ceramiales, Rhodophyceae). — J. Phycol., 1979, vol. 15, p. 154—162. — Woelkerling W. J., Irvine L. M. The genus *Schmitziella* Bornet et Battiers (Rhodophyta): *Corallinaceae* or *Acrochaetiaceae*? — Br. Phycol. J., 1982, vol. 17, p. 275—295.

Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 26 III 1985.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57)

ПАМЯТИ ПРОФЕССОРА Н. Я. КАЦА
(14 VIII 1894—13 I 1984)M. S. BOCH, E. A. ROMANOVA. IN MEMORY OF PROFESSOR N. Ya. KATZ (14 VIII 1894—
13 I 1984)

В январе 1984 г. скончался один из крупнейших ученых-ботаников, специалист в области болотоведения и геоботаники, профессор, доктор биологических наук Николай Яковлевич Кац. Он был почетным членом Международного общества по торфу (с 1964 г.), Всесоюзного ботанического общества (с 1969 г.), Московского общества испытателей природы (с 1975 г.). Он опубликовал около 150 научных работ, в том числе крупные монографии.¹

Н. Я. родился в Тульской губернии в семье сельского врача. В 1918 г. он окончил Московский университет и был оставлен работать на кафедре ботаники. Научные интересы Н. Я. к изучению болот определились очень рано. С 1917 по 1920 г. он проводил исследования болот Московской и соседних с ней областей. В 1920 и 1922 гг. появились его первые научные работы, посвященные растительности болот Иваново-Вознесенской, Московской и Владимирской областей. В 1928 г. вышла из печати его первая большая работа «О типах олиготрофных сфагновых болот европейской части России и их широтной и меридиональной зональности». В ней содержалось первое районирование болот европейской части СССР. В 1929 г. было опубликовано районирование болот Западной Сибири, а в 1937 г. Н. Я. опубликовал районирование болот всей азиатской части СССР. В эти же годы он написал много работ о болотах различных регионов, которые изучал: Средней Волги, низовий Печоры, Оби, Северной Двины, Биробиджана и др. Итогом своих многолетних полевых исследований по болотам СССР явились три основополагающие монографии: учебник «Болота и торфяники» (1941), болотное районирование СССР «Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение» (1948) и болотное районирование Земли «Болота земного шара» (1971). Эти монографии — ценный вклад в отечественное и мировое болотоведение; они являются настольными книгами для каждого ученого-болотоведа.

Еще в ранний период своей деятельности Н. Я. начал заниматься палеогеографией плейстоцена и голоцена. Довольно многочисленные опубликованные им работы по этим вопросам внесли большой вклад в развитие палеогеографии четвертичного периода. Как правило, это все — оригинальные исследования, ставящие на основе большого фактического материала новые вопросы, требующие новых методических разработок. Его несомненной заслугой является внедрение в практику исследований четвертичных отложений карпологического метода совместно с палинологическим. Исследования по плодам и семенам в отложениях межледниковий и голоцена, как и некоторые другие, он проводил совместно с женой — постоянным помощником и другом Софьей Васильевной Кац. К работам этого направления следует отнести и публикацию атласов растительных остатков в торфе (1933, 1946, 1965, 1977). Всего по разным вопросам палинологии и палеогеографии четвертичного периода Н. Я. опубликовал

¹ Библиография работ Н. Я. Каца с 1920 по 1949 г. приведена в 4-м томе «Словаря русских ботаников» С. Ю. Липшица (1952).

ликовал 34 статьи. Своими работами в области палеогеографии он заслужил авторитет одного из виднейших палеоботаников-четвертичников.

Н. Я. хорошо известен и как ботаник-фитоценолог. Ряд его интересных работ, например «Об основных проблемах и новом направлении в фитоценологии» (1934), «О сущности фитоценоза и других вопросах фитоценологии» (1934), «Фитоценоз и вид» (1948) и другие, посвящен различным проблемам фитоценологии.

Следует особо подчеркнуть, что Н. Я. был полевым работником, большинство сезонов проводил в экспедициях будучи непосредственным участником или руководителем более чем 30 экспедиций во многие районы СССР.

Одновременно с творческой научно-исследовательской деятельностью Н. Я. вел и большую педагогическую работу: 35 лет он преподавал в Московском университете, пройдя путь от ассистента до профессора кафедр геоботаники и высших растений. Он читал лекции по общей ботанике, морфологии и систематике растений ботанической географии, геоботанике, болотоведению, передавая молодежи свой огромный опыт.

В течение 30 лет будучи на пенсии Н. Я. не отдыхал, а продолжал свои научные исследования и вел большую общественно-научную и консультативную деятельность. За это время он опубликовал 40 работ, в том числе и монографии. Последний период в жизни Н. Я. — прекрасный пример преданности и служению науке.

Надо отметить такие характерные и ценные качества Н. Я. как ученого и педагога: исключительное трудолюбие, тщательность обработки материалов, полную достоверность каждого сообщаемого им факта. Многие его статьи являются образцом того, как надо писать научные работы, и поучительным примером для молодых специалистов.

Н. Я. активно участвовал в работе Всесоюзного ботанического общества: он был докладчиком ряда Всесоюзных совещаний по болотоведению, выступал на заседаниях секции болотоведения в Ленинграде.

Трудную, но благодарную специальность избрал себе Н. Я. Кац. Болота — это не леса, не луга и не степь, для исследования они — более трудный объект. Н. Я. оставил после себя огромное научное наследство и пример своей жизни, целиком отданной ботаническим исследованиям.

М. С. Боч, Е. А. Романова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Всесоюзное ботаническое общество.

Получено 13 I 1986.

УДК 92(47+57)

Бот. журн., т. 72, № 1

ВИКТОР СТЕПАНОВИЧ ГЕЛЬТМАН (1926—1985)

V. I. PARPHYONOV, E. G. PETROV, K. D. CHUBANOV, I. A. SOLONOVICH,
N. F. LOVCHY. VIKTOR STEPANOVICH GELTMAN (1926—1985)

9 октября 1986 г. исполнилось бы 60 лет известному белорусскому геоботанику и лесоведу, лауреату Государственной премии БССР, доктору биологических наук Виктору Степановичу Гельтману.

В. С. родился в г. Минске в семье служащего. Его отец, Стефан Леонович Гельтман, был видным деятелем польского революционного движения и участником Великой Октябрьской социалистической революции, а в период с 1919 по 1930 г. являлся членом государственных и партийных органов Белорусской ССР, ректором Коммунистического университета. В 1925 г. он подписал декрет об организации Березинского государственного заповедника. Мать,

Ядвига Владиславовна Мошинская-Гельтман, также принимала активное участие в революционном движении, а после победы Советской власти выполняла педагогическую, литературную и партийную работу, состояла членом Союза писателей Белоруссии.

В 1930 г. Виктор Степанович с родителями переехал в Москву. С 1937 г. до начала Великой Отечественной войны воспитывался в детском доме им. Н. К. Крупской в г. Демидове Смоленской обл., там же окончил 8 классов средней школы. После освобождения в 1942 г. оккупированной немецко-фашистскими захватчиками территории, где находился детдом, он работал в колхозе, затем учился в школе ФЗО в Татарской АССР, работал токарем-судоремонтиком, а позднее — масленщиком парохода на Волге.

В первые послевоенные годы Виктор Степанович вернулся в Минск, где работал с 1948 г. слесарем на Деревообделочном заводе. В сентябре 1949 г. он окончил с золотой медалью вечернюю среднюю школу рабочей молодежи, в том же году поступил, а в 1954 г. окончил с отличием Белорусский лесотехнический институт им. С. М. Кирова и был рекомендован на научную работу. Учебу в институте он совмещал с работой слесаря в ночную смену на том же заводе, а позднее — с работой лесного таксатора.

В 1954 г. В. С. поступил в аспирантуру при Институте леса АН БССР, где обучался до 1957 г., а затем продолжал учебу в Белорусском научно-исследовательском институте лесного хозяйства, в г. Гомеле. В полевой сезон 1957 г. он работал таксатором 2-й Минской аэрофотолеоустроительной экспедиции, по окончании которой поступил на должность младшего научного сотрудника в Институт биологии АН БССР (ныне Институт экспериментальной ботаники АН БССР им. В. Ф. Купревича). Именно здесь раскрылись его выдающиеся способности, проявился всеми яркими гранями талант ученого. В 1959 г. В. С. защитил под руководством академика АН БССР И. Д. Юркевича кандидатскую диссертацию на тему «Типы березовых лесов Полесской низменности», которая во многом определила его научные интересы прежде всего как лесотиполога.

С 1960 г. В. С. работал в должности старшего научного сотрудника лаборатории геоботаники ИЭБ АН БССР. Он возглавлял тематическую группу, которая под его непосредственным руководством выполняла ряд исследований лесной растительности республики. В качестве ответственного исполнителя он принимал активное участие в разработке других заданий исследовательского характера. Результаты работ этого периода обобщены в коллективных монографиях: «Сероольховые леса и их хозяйственное использование» (И. Д. Юркевич и др., 1963), «География, типология и районирование лесной растительности Белоруссии» (И. Д. Юркевич, В. С. Гельтман, 1965), «Типы и ассоциации черноольховых лесов» (И. Д. Юркевич и др., 1968), «Растительный покров Белоруссии» (коллектив авторов, 1969), «Леса Белорусского Полесья» (И. Д. Юркевич и др., 1977). Он — соавтор многолетнего труда «Леса СССР». Все эти работы получили высокую оценку научной общественности и практиков лесного хозяйства, так как явились итогом глубоких теоретических изысканий, основанных на огромном фактическом материале.

Наряду с выполнением плановых научно-исследовательских разработок В. С. Гельтман по заданию ЦК КПБ и СМ БССР участвовал в разработке научно-технических прогнозов по влиянию осушительной мелиорации на изменение растительности Белорусского Полесья, комплексному перспективному использованию растительных ресурсов этого региона и влиянию развития отраслей народного хозяйства Белоруссии на биосферу.

За цикл работ по изучению растительного покрова Белоруссии В. С. и группе сотрудников лаборатории в 1972 г. была присуждена Государственная премия БССР.

В 1974 г. В. С. успешно защитил докторскую диссертацию на тему «Эколого-географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии», впоследствии опубликованную в виде монографии «Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии» (1982).

В 1977 г. он был избран по конкурсу на должность заведующего лабораторией продуктивности и водного режима фитоценозов этого же института, в которой проработал до последних дней своей жизни.

В научной работе В. С. с присущими ему исключительным трудолюбием и необычайной работоспособностью всегда стремился к решению теоретических вопросов геоботаники и лесоведения, их практическому воплощению на основе новейших методов исследований, глубоко проникая в суть процессов, происходящих в растительных сообществах. Он отличался прямоотой и научной принципиальностью, проводя бескомпромиссную борьбу с проявлениями наукообразия, со всяческими нарушениями научной этики.

Обладая несомненным литературным даром, унаследованным от матери — поэтессы Ядвиги Мошинской, он являл собой пример блестящего стилиста в научном творчестве, сам писал стихи. Многие научные сотрудники, аспиранты и докторанты пользовались его бескорыстными и бесценными консультациями по различным вопросам лесоведения и геоботаники. Отзывчивость, доброта и скромность В. С. были органическим выражением глубоко интеллигентной сущности его натуры. Отличительной чертой его характера была высокая требовательность к себе и коллегам по работе. Все, кто когда-нибудь слушал его выступления, видели в нем прекрасного ученого и неутомимого пропагандиста науки.

В. С. поддерживал постоянную тесную связь с производством, выступая с обобщающими докладами, давал практические рекомендации и консультации по различным вопросам лесоведения, геоботаники, организации и ведения лесного хозяйства Белоруссии.

Лес был его любимой стихией, и, несмотря на постоянную крайнюю загруженность работой, вплоть до последних дней жизни, он находил время, чтобы непосредственно участвовать в экспедициях. Он был всегда своим, желанным человеком в лесоустроительных партиях, в лесхозах. Его перу принадлежит «Гимн лесоводов», известный среди коллег по профессии.

Опубликованные работы В. С. за весь почти 30-летний творческий путь отражают результаты громадного труда: за этот период вышли в свет 7 его монографий и более 160 научных работ, а также около 90 научно-популярных, юбилейных статей и прочих публикаций.

Научно-теоретическое значение творческого наследия В. С. заключается прежде всего в том, что он был одним из главных авторов работ, в которых на основании многолетних исследований изложены теоретические принципы геоботанического районирования и классификации лесной растительности Белоруссии. В них дан анализ географического размещения лесных формаций на территории республики, установлены границы сплошного распространения и островных местообитаний некоторых древесных пород, выявлены закономерности формирования фитоценозов важнейших лесных формаций, соотношения отдельных таксономических единиц различных рангов и категорий районирования и классификации лесной растительности. Разработаны принципы и методика картографирования, легенда среднемасштабной карты растительности республики (М. 1 : 1 000 000), при его непосредственном участии проведены обширные картографические работы по составлению промежуточных карт растительного покрова и легенд к ним, по генерализации картируемых таксонов, явившиеся основой для последующих картографических публикаций. Он лично выполнил крупные оригинальные исследования по изучению растительных формаций, развил новые классические положения отечественной лесотипологической науки, заложил основы и принципы картографирования растительности.

На основе исследований эдафо-фитоценологических взаимосвязей типов леса и лесных ассоциаций и их продуктивности у пределов распространения лесных формаций в Белоруссии В. С. разработал климатогенно-ривалитатную теорию фитоценохорологии, обосновал понятие о фитоценотической устойчивости видов. Применительно к лесорастительному районированию он выдвинул и обосновал положение об основной (заключительной) единице — лесотипологическом комплексе — как о первом (от высших единиц) таксоне, представленном повторяющимися территориальными аналогами.

В последние 8 лет на посту заведующего лабораторией продуктивности и водного режима фитоценозов ИЭБ В. С. руководил исследованиями по эколого-фитоценотическому мониторингу лесных биогеоценозов на базе Березинского биосферного заповедника, по видовой специфике водообмена растений различ-

ных экологических групп, а также разработке вопросов прикладного порядка: по влиянию обвалования р. Припяти и значительного снижения уровня почвенно-грунтовых вод на структуру и продуктивность фитоценозов. Он сформулировал основные положения по составлению региональных кадастров типов леса. В этот период он продолжил разработку теории лесотипологических комплексов, выделение их в натуру, однако безвременная смерть помешала завершить эту работу. Его ученики и соратники продолжают исследования в этом направлении и используют их в практике лесного хозяйства.

В. С. наряду с научно-производственной деятельностью выполнял также большую общественную работу. В течение 15 лет он являлся ученым секретарем Совета Белорусского республиканского ботанического общества, а затем его вице-президентом, членом двух специализированных советов по защите диссертаций, членом научных и научно-технических советов ГЗОХ «Беловежская пуща», Березинского биосферного и Припятского гидрологического заповедников. Он был координатором проекта № 8 Международной программы ЮНЕСКО «Человек и биосфера» от БССР, членом научных советов по проблемам биосферы и по проблемам Полесья и других научных советов. В 1983 г. он принял активное участие в подготовке и проведении I Международного конгресса по биосферным заповедникам (Минск), в изложении и редактировании материалов Конгресса для сборника «Березинский биосферный заповедник Белорусской ССР» (1983). Он с особой ответственностью и благоговением относился ко всем трудам и заботам, связанным с развитием заповедников и заповедного дела в республике, гордился своим участием в нем.

Много внимания В. С. уделял издательской деятельности Белорусского республиканского ботанического общества, его постоянной заботой было повышение качества публикуемых работ. При активном участии В. С. как заместителя главного редактора опубликованы 25 выпусков ежегодника «Ботаника».

В. С. неоднократно выступал с научными докладами на международных и всесоюзных съездах и симпозиумах, конференциях и совещаниях, а также вел активную пропаганду ботанических знаний и идей охраны природы. В течение многих лет он был ведущим программ «Природа и мы» и «Тайны растений» республиканского телевидения. Здесь ярко проявился его талант пропагандиста-лектора, умевшего в доходчивой и подчас художественной, поэтической форме донести до слушателей и зрителей величие и красоту родной природы, увлекательно рассказать об интересных явлениях в растительном мире.

Член КПСС с 1969 г., В. С. Гельтман был активным проводником в жизнь ее политики и решений. Его партийная принципиальность и кристальная честность были образцом для окружающих: его высоко ценили коллеги. Его научный авторитет, а также авторитет пропагандиста науки был необычайно высок. Он всегда был полон творческих планов; и, казалось, энергия его неиссякаема. В памяти его друзей, товарищей по работе, всех тех, кто его знал, Виктор Степанович навсегда остался человеком и ученым в высшем смысле этих слов.

*В. И. Парфенов,
Е. Г. Петров, К. Д. Чубанов,
И. А. Солонович, Н. Ф. Ловчий.*

Институт экспериментальной ботаники АН БССР,
Минск.

Получено 28 III 1986.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01+580 : 502.7

Б. А. Винтерголлер. Реликты вокруг нас. — Алма-Ата: Кайнар, 1984.

88 с, Т. 16000. Ц. 20 коп.

V. M. DORONKIN. B. A. WINTERGOLLER. RELICTS AROUND US. 1984

Издание научно-популярных книг по ботанике весьма необходимо в связи с возросшим интересом общественности к биологическим ресурсам и охране природы, а подобного рода издания выходят не так часто. И вот как бы в ответ на такой запрос на книжных полках появилась книга Б. А. Винтерголлера «Реликты вокруг нас», предназначенная для широкого круга читателей, состоящая из Введения, трех глав, списка литературы и словаря научных терминов.

Во Введении в общих чертах обосновывается важность охраны природы, в частности в Казахстане, где около $1/7$ флоры составляют редкие виды растений, среди которых есть и реликты.

В главе «В тайниках природы» рассказывается о коллизиях, произошедших на Земле в разные геологические эпохи, и о появлении реликтов; описывается история открытия некоторых реликтовых видов и состояние этих «пришельцев из прошлого»: секвойядендрона гигантского, гинкго двулопастного, тюльпанового дерева, альдрованды пузырчатой и некоторых других. Приводятся сведения о выращивании реликтов в Главном ботаническом саду АН Казахской ССР. Эти данные для широкого читателя представляют несомненный интерес, но среди всей приводимой информации мы вдруг узнаем, что величайший шведский ботаник Карл Линней был англичанином, а врач голландского посольства Е. Кемпфер — японцем (с. 10)!

Глава «Человек и реликты» посвящена значению реликтов в жизни человека: использованию их в пищу (прекрасный пример современного состояния пшеницы араратской, однозернянки Тимофеева) и применению реликтов в качестве лекарственных, каучуконосных, декоративных растений и т. д.

Высказано опасение за состояние многих растений, в том числе и реликтов: плохая организация сбора плодов дикорастущих растений, использование плодовых деревьев на топливо, выпас скота в местах их произрастания, строительство и перераспределение части стока сибирских рек в Среднюю Азию и Казахстан. В заключение автор справедливо пишет: «Чтобы растениям было хорошо, чтобы они радовали нас своим цветением, красками, нужно совсем немного — общечеловеческое внимание к ним и интерес» (с. 36). Но охрана природы должна строиться не только на эмоциональной основе.

В самой большой главе «Реликтовые растения Казахстана» автор описал свыше 100 реликтов; описание дано в алфавитном порядке русских названий семейств, родов и видов, но и тут вкрадываются всевозможные недоразумения и ошибки.

Особенно много неточностей в написании названий растений. Так, латинские окончания указаны неверно для *Astragalus glycyphyllos* (с. 40), *Athyrium rubripes* (с. 58), *Cancriniella krascheninnikovii* (с. 76). Некоторые авторы видов опущены — *Ferula iliensis* Krasn. ex Korov. (с. 52)¹, *Nymphaea candida* J. et C. Presl (с. 60), *Pyrethrum semenovii* (Herd.) C. Winkl. ex O. et B. Fedtsch., *Saussurea involucrata* (Kar. et Kir.) Sch. Bip. (с. 79). В других случаях приведены

¹ Ошибки выделены жирным шрифтом.

другие авторы: *Bungea vesiculifera* (Herd.) Schischk. (с. 70) или добавлены: *Spiraeanthus schrenkianus* Maxim. (с. 74). Написание фамилий ряда авторов также неверно: *Polygonum coriorium* Grig., но не Crig. (с. 45), *Globularia punctata* Lapeyr., но не Lapeur. (с. 82), *Polystichum braunii* (Spenn.) Feé, а не Sprean (с. 83). По непонятным причинам *Corydalis semenovii* Regel описан дважды: в сем. *Fumariaceae* (с. 48) и затем в сем. *Papaveraceae* (с. 64). Некоторые другие виды помещены в несвойственных им семействах: *Sympegma regelii* Bunge и *Physandra halimocnemis* (Botsch.) Botsch. — в сем. *Nitrariaceae* вместо *Chenopodiaceae* (с. 66—67), *Malacocarpus crithmifolius* (Retz.) C. A. Mey. — в *Zygo-phyllaceae* вместо *Peganaceae* (с. 71). *Soranthus meyeri* — более поздний синоним *Ferula peucedanifolia* Willd. (с. 50). Досадные ошибки допущены в написании некоторых родов и видов: *Nuphar* вместо *Nuphar* (с. 60), *Sorantus* вместо *Soranthus* (с. 50), *Dryopteris mindschilkensis* вместо *D. mindschelkensis* (с. 83), *Euphorbia schlerocyathium* вместо *E. sclerocyanthium* (с. 68).

Неоднократно приведено полное написание фамилий Regel и только на с. 58 дается сокращение: Rgl. В некоторых местах при цитировании авторов пропущены скобки или точки: *Mattiastrum karataviense* (Pavl. ex M. Pop.) Czer. (с. 42), *Acer semenovii* Regel et Herd. (с. 56), *Stubendorffia gracilis* (Pavl.) Botsch. et Vved. (с. 60), *Trapa saissanica* (Fler.) V. Vassil. (с. 72), *Trichanthemis aulieatensis* (B. Fedtsch.) Krasch. (с. 79), *Rindera* Pall. (с. 43). Не соблюдено алфавитное расположение видов внутри некоторых семейств (бурачниковые, с. 42; зонтичные, с. 50; колокольчиковые, с. 56).

Достаточно ошибки при написании одной-двух букв, как возникает недоумение, как это случилось с указаниями по *Juglans regia*, где вместо «деревья однодольные» явно должно быть «деревья однодомные» (с. 70).

В объем книги включена как дополнительная глава «Интересные факты о реликтах». При написании автор использовал материалы из газет, журналов и книги А. В. Смирнова «Мир растений» (1982). Ссылка на название книги также неточна (с. 4).

Книга иллюстрирована черно-белыми рисунками (художник А. В. Ефимцев) реликтовых растений. К сожалению, они расположены в книге не на тех страницах, где описаны в тексте. Хохлатка Северцева (с. 5), чезнея джунгарская (с. 17), одуванчик кок-сагыз (с. 53), пиретрум североджунгарский (с. 57) не описаны в тексте, а изображенный кахрис Герднера (с. 29) является более поздним синонимом приводимого в тексте вида прангос Герднера (с. 50).

Завершает книгу словарь, также содержащий промахи. Этимология термина «мезозой» объяснена не до конца. Термин «эндемический» следовало бы заменить на «эндемичный» и дать более четкое его определение.

Автор книги предпринял попытку донести до читателя информацию о таких интересных растениях, какими являются реликты. Она в основном удалась. Материал изложен доходчиво, читается книга увлекательно и легко. Но многие досадные ошибки портят общее впечатление.

В. М. Доронькин

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 11 VI 1985.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1: Общая часть, Плауновидные, Ситниковые, Мятликовые (Злаки) / Отв. ред. С. С. Харкевич. — Л.: Наука, 1985. 398 с. Т. 2000. Ц. 5 р. 30 к.

L. I. MALYSHEV. (A REVIEW). THE VASCULAR PLANTS OF THE SOVIET FAR EAST.
Т. 1. 1985.

Рецензируемая книга — это первый из 10 томов намеченной к изданию сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Предполагается, что в целом сводка будет включать 160 семейств, почти 800 родов и около 4 тыс. видов сосудистых растений. Работа выполняется Биолого-почвенным институтом (БПИ) ДВНЦ АН СССР при участии специалистов из других учреждений. Руководитель программы — С. С. Харкевич (БПИ). Для тома 1 он написал общую часть, которая включает Введение, перечень в систематическом порядке всех свойственных флоре региона отделов, классов, порядков и семейств, список основной и вспомогательной литературы, описание принятого районирования, определитель отделов, классов, подклассов и семейств и научную обработку отдела плауновидных; В. С. Новиков (Московский государственный университет) обработал семейство ситниковых; Н. С. Пробатова — семейство злаков, которое занимает основную часть тома (с. 89—382), включающего 6 семейств, 92 рода, 488 видов сосудистых растений.

Как отмечено в Предисловии к тому 1, издание сводки представляет собой итог почти 250-летней истории изучения флоры региона. От себя добавим, что это первая сводка по флоре региона площадью почти 3.5 млн. км². Для всех других крупных регионов СССР аналогичные сводки уже имеются или находятся в процессе публикации, кроме Сибири (она занимает 43.4 % территории СССР), для которой исследования по программе «Флора Сибири» начаты, но первые тома еще не опубликованы. Отставание в изучении флоры советского Дальнего Востока и Сибири связано с имевшей место малой изученностью обеих территорий в связи с их обширностью, иногда трудной доступностью и нехваткой местных специалистов. Стимулом к углубленному изучению флоры советского Дальнего Востока, как и других регионов СССР, безусловно, было издание монументальной сводки «Флора СССР» (т. 1—30, 1934—1964), которая создала научную базу для таксономических и хорологических исследований на высоком научном уровне.

В расположении материала составители сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» отошли от традиционной классификационной системы Энглера. Вместо этого для отделов плауновидные, хвощевые, папоротникообразные и голосеменные заимствована система, принятая в сводке «Жизнь растений» (т. 4, 1978), а для цветковых — система А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1980). Однако эта система (с. 11—15) признана лишь декларативно, и в представлении материала имеет место чересполосица. Так, рецензируемый нами том 1 содержит (по нумерации в системе Тахтаджяна) семейства 1—4, затем следует семейство 153, наконец — семейство 157. Это обстоятельство создаст для читателей трудности в поисках материала. Такая же, на мой взгляд, очень неудобная практика принята в еще не завершенной «Флоре европейской части СССР» (тт. 1—5; 1974—1981).

Для описания ареалов растений территория советского Дальнего Востока разделена на 20 районов и 14 подрайонов вместо принятых 9 районов во «Флоре СССР». Районы названы флористическими, но принципы их выделения не указаны, лишь очерчены территории (с. 20—22) и приведены картосхемы (с. 9), поэтому следует квалифицировать их лишь как рабочие флористические районы. По контурам они не совпадают с административным районированием. Весь регион находится в пределах Приморского и Хабаровского краев, Амурской, Камчатской, Магаданской и Сахалинской областей. Такую ограниченность региона мы считаем оправданной, так как исключается субъективизм в представлении хорологических данных.

Определители таксонов построены в сводке по иерархической схеме. В начале помещены ключи для определения отделов, отдельно — для определения семейств, а также классов и подклассов, а в пределах каждого семейства — ключи для определения родов и затем видов. Ключи дихотомические, построенные из непосредственного чередования тезы и антитезы, как это принято почти во всех советских изданиях. Их легче конструировать, чем сдвиговые дихотомические ключи, но при этом отчасти затушевывается наглядность восприятия.

Для семейств и родов диагностики не приводятся. Их признаки отражены только в ключах для определения. У каждого семейства в большинстве случаев отмечены общее число содержащихся родов и видов, общее распространение и жизненные формы или данные по экологии, а также указана основная литература. Аналогичные данные приведены в большинстве случаев для каждого рода в отдельности.

Ревизия таксономического состава выполнена лишь внутри родов, как правило, на уровне вида и в ряде случаев — на уровне секции. С учетом региональности исследования ограниченность альфа-систематикой в данном случае оправдана тем более, что для каждого вида таксономические данные дополнены довольно детальными сведениями по хорологии. В результате сводка представляет собой исследование на стыке систематики растений и флористики. Вероятно, вследствие этого в томе 1 отсутствуют оригинальные данные по систематике растений, в частности нет описаний новых таксонов или новых номенклатурных комбинаций. В то же время этот труд не является продуктом флористической компиляции гербарных материалов и литературных сведений, поскольку авторы тома известны как систематики растений.

Для секций и подсекций, если они выделены, приведены лишь очень краткие морфологические характеристики. Виды растений описаны по определенной схеме, состоящей из трех отдельных абзацев: номенклатура, диагноз, эколого-географическая характеристика. Авторы следуют монотипической концепции вида. Тем не менее это не привело их к установлению в конкретных случаях ранга таксономического ряда (series). Более того, географические расы иногда сгруппированы в совокупности (aggregatio) без придания им формального таксономического статуса, а для отдельных видов в примечаниях отмечаются подвиды, что противоречит монотипической концепции.

Секции в пределах родов и виды в пределах секций расположены не по алфавиту латинских названий, как это можно было бы ожидать, а в произвольной последовательности. Можно предполагать, что они сгруппированы по соображениям филогенетической близости, хотя обоснование этого отсутствует. На мой взгляд, такой прием нельзя признать удачным, так как он затрудняет нахождение в книге нужных видов. Равным образом в региональной сводке, какой является издание «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», излишне было вводить ранг секций и особенно подсекций для подразделения сравнительно небольших в регионе родов, содержащих во всех случаях менее 50 видов. Их филогения по мере возможности должна была отражаться в ключах для определения видов, если ключи хорошо сконструированы.

Номенклатурный абзац включает для каждого вида правильное латинское название с указанием его автора (или авторов) и библиографическую ссылку на первоисточник. Затем указаны важнейшие синонимы тоже с библиографической ссылкой, но в отдельных случаях дополнительно цитируются другие авторы, использовавшие синоним в качестве основного названия. Для отбора синонимов составители сводки, возможно, руководствовались перечнем важнейшей флористической литературы, приведенном во Введении к тому 1 (с. 16—19). В заключение указано русское название вида, при этом в некоторых случаях не одно, а сразу два альтернативных, как и при русских обозначениях родов. Использование альтернативных названий понижает, на наш взгляд, стандартное значение сводки для флоры региона.

Диагноз вида написан лаконично, и это — несомненное достоинство книги. Он содержит морфологическую характеристику и дополняется указаниями соматических чисел хромосом в тех случаях, если таковые выявлены на региональном материале, со ссылкой на библиографический источник; сам список литературы по хромосомным числам приведен в конце тома (с. 383). К сожалению

нию, при указании числа хромосом не отмечено хотя бы в общей форме место произрастания популяции. Между тем это имеет значение в случаях слишком широкого ареала вида, особенно при его большой протяженности с севера на юг, а также при установлении не одного, а нескольких чисел хромосом.

Во многих случаях диагноз вида сопровождается ссылкой на рисунок. Рисунки сгруппированы в таблицы, содержащие черно-белые портреты растений и изображения отдельных частей. Том содержит 25 таблиц. Все рисунки оригинальные.

Эколого-географическая характеристика содержит перечень сокращенных обозначений районов и подрайонов, в которых встречается конкретный вид растений. Для очень редких в том или ином районе растений в скобках уточнены местонахождения одного или двух пунктов. Особо оговорены случаи, если растение заносное. Очень кратко отмечены также условия обитания, а иногда и встречаемость. Приведены сроки цветения и хозяйственное значение. Затем указано общее распространение, принятое, кроме некоторых особо оговоренных случаев, по примеру «Флоры СССР» (т. 1, 1934).¹ Наконец, отмечено происхождение типа (*locus classicus*), иногда также цитируются его этночные данные и указано место хранения гербарного образца.

Большую хорологическую ценность имеют приведенные в томе 1 62 карты ареалов растений; они исполнены точечным способом, каждая из них обычно включает от 2 до 5 видов растений, различающихся на карте формой значков.

В отношении формы представления материала эколого-географические характеристики растений не лишены некоторых недостатков. Описание распространения вида в регионе и описание общего распространения неудачно разделены характеристикой условий обитания.

Для столь крупного региона, как советский Дальний Восток с большой меридиональной протяженностью, лишено смысла общее указание сроков цветения даже с точностью до одного месяца. Такие данные неизбежно мало информативны и даже могут ввести читателя в заблуждение. Получается, что большинство видов цветет два месяца (июль—август), а некоторые — даже все лето (июнь—август). В действительности в каждом конкретном районе сроки должны быть много короче. Этим же недостатком отличается и «Флора СССР», но все же неудачные случаи не должны быть предметом подражания.

Равным образом не имело смысла указывать экономическое значение отдельных растений, к тому же неизбежно в слишком лаконичной форме, например: кормовое, почвозащитное, газонное или декоративное. Такие данные недостаточно информативны, приведены только для части видов и с неполным охватом полезного значения. В этом вопросе составители тома выходят за пределы своей компетенции по ресурсоведению.

Несомненное достоинство эколого-географических характеристик видов в сводке — это во всех случаях указание их классического местонахождения. Никак нельзя ставить в упрек авторам тома нецитирование для многих видов типового гербарного образца. Для региональной сводки такая информация не обязательна. Она не всегда доступна составителям и может быть источником ошибок, так как само правило типификации видов предусмотрено Международным кодексом ботанической номенклатуры лишь начиная с 1 I 1958, т. е. уже после приоритетного описания подавляющего большинства видов растений.

Описание некоторых видов сопровождается в сводке примечанием. Оно представляет собой в большинстве случаев филогенетический комментарий и ценно для углубленного понимания конкретной таксономической группы

¹ Во Введении к тому 1 «Сосудистых растений советского Дальнего Востока» (с. 10), вероятно, по недосмотру сказано, что общее районирование принято в основном по «Флоре европейской части СССР», но указан год, соответствующий выходу в свет первого тома «Флоры СССР». Большая погрешность при этом не допущена, так как во «Флоре европейской части СССР» (т. 1, 1974) также используется общее районирование, принятое во «Флоре СССР» (т. 1, 1934). Более того, сводка «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» в большей степени сконструирована по подобию сводки «Флора европейской части СССР». План построения последней в основном удачный, кроме несоблюдения классификационной системы в расположении семейств, что было уже отмечено нами выше.

растений на микроэволюционном уровне. Наличие подобных комментариев делает сводку более содержательной. Они отражают уровень оригинальности исследования и в то же время служат показателем успешности решения авторами некоторых спорных вопросов.

Техническое оформление тома вполне хорошее. Работа в целом написана на приемлемом профессиональном уровне. Публикация сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» будет содействовать рациональному использованию ресурсов растительного мира и планированию мероприятий по охране редких и исчезающих видов растений. Появление в свет тома 1 — положительное, обнадеживающее событие в ботанической жизни советских и зарубежных ученых, изучающих растения советского Дальнего Востока, сопредельных территорий или на всем протяжении их ареала, оно будет полезно и тем, кто интересуется растительным покровом в целом.

ЛИТЕРАТУРА

Жизнь растений. Т. 4. М.: Просвещение, 1978. 447 с. — *Флора европейской части СССР*. Тт. 1—5. Л.: Наука, 1974—1981. — *Флора СССР*. Тт. 1—30. М.; Л.: Изд-во АН СССР; Наука, 1934—1964. — *Takhtajan A. L. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta)*. — *Bot. Rev.*, 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359.

Л. И. Малышев.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 13 III 1986.

УДК 019.941 : 002.01 : 51 : 58.08

Бот. журн., т. 72, № 1

В. М. Шмидт. Математические методы в ботанике. Учебное пособие. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с. Т. 2981. Ц. 80 коп.

Yu. A. ZLOVIN. V. M. SCHMIDT. THE MATHEMATICAL METHODS IN BOTANY. A TEXT-BOOK. 1984.

Казалось бы, в настоящее время нет недостатка в руководствах по применению математических методов в области биологических исследований. Учебники, монографии, справочники, подготовленные отечественными и зарубежными авторами, за последнее десятилетие неоднократно выходили в свет в разных издательствах. Тем не менее преподаватели высшей школы при чтении курса по этой дисциплине и работе со студентами-дипломниками и аспирантами находятся в большом затруднении, когда возникает необходимость рекомендовать своим ученикам пособие, в котором бы сочетались доступность и научность изложения, четкость теории и ясные иллюстрации сфер применения методов. В. М. Шмидту удалось в определенной степени заполнить этот пробел. Общему высокому качеству рецензируемого учебного пособия способствовали большой педагогический стаж и несомненный педагогический талант автора, хорошее знание им своего предмета и, безусловно, многолетний опыт научно-исследовательской работы в области количественной ботаники.

В. М. Шмидт нашел очень удачную, концентрическую систему изложения материала (может быть, позаимствовав ее у Снедекора, 1961), которая позволила постепенно наращивать глубину и сложность математических проблем, а подразделение учебного пособия на общую и специальную части облегчило содержательное изложение биологических проблем, иллюстрирующих разрешающую способность методов математической статистики.

Общая часть учебного пособия содержит следующие разделы: правила составления выборок, обработка статистического ряда, характеристика некоторых распределений, дисперсионный, корреляционный и регрессионный анализы и некоторые другие методы (индексы связи, элементы кластерного и факторного анализов удачно помещены в специальной части). С выбором методов математической статистики, находящихся первоочередное применение в ботанике и включенных в учебное пособие, можно в основном согласиться. Изложены все они четко и ясно. Здесь у автора много удачных «находок» дидактически наиболее эффективного стиля изложения. Шмидт последовательно рассматривает методы математической статистики как способ раскрытия биологической сущности природных явлений, как аппарат формулирования и проверки биологических рабочих гипотез. Эта авторская позиция пронизывает всю книгу и является одним из важных достоинств рецензируемого учебного пособия.

Круг ботанических проблем не может, однако, полностью обеспечиваться методами, которые рассматривает автор. В общую часть, с нашей точки зрения, должны быть добавлены методы трансформации исходных данных (извлечение квадратного корня и т. п.), которые обеспечивают приближение исходного статистического ряда к нормальному распределению. Заслуживал более подробного описания анализ точечных и интервальных оценок. Желательным являлся бы и акцент на прогнозной способности регрессионных моделей в ботанике. Для биолога нередко полезны и чисто формальные приемы сглаживания исходных данных: метод скользящего среднего и сплайн-метод. Они проще и эффективнее позволяют обеспечить биологически содержательную интерпретацию зависимостей, чем подбор кривых Пирсона или подгонка к тому или иному теоретическому распределению, которой Шмидт уделил много внимания.

Автор подразделяет действия «биометрика» на три этапа: перевод исходных данных на язык символов (кодирование), обработка, биологическая интерпретация. По-видимому, таких этапов в действительности четыре. Первым является сам сбор информации для целей количественной ботаники. Принципы и методы сбора информации в этом случае отличаются от соответствующих методов сбора материала для классического описательного ботанического исследования, поэтому названные выше принципы для целей биометрической обработки заслуживали выделения в специальный этап и детального рассмотрения. Не все символы и термины удачны. Вряд ли разумно возвращение к наименованию среднего арифметического «медией» и его обозначения символом M . Во всех таких случаях автору следовало бы опираться на базовое издание — шестязычный биометрический словарь («*Biometrisches Wörterbuch*», 1968). Автор в целом очень внимателен при введении новых понятий и терминов, проявляя здесь высокое педагогическое мастерство. Но отдельные промахи все же есть. Например, понятие асимптоты, введенное на с. 7 без всяких пояснений, неточное определение альтернативного типа изменчивости. Дисперсионный анализ при современном уровне развития счетной техники уже никак нельзя относить к «трудоемким» методам. Не очень удачно автор изложил типы выборок и способы их реализации.

Содержание специальной части рецензируемого учебного пособия определялось кругом научных интересов его автора. Он достаточно широк, и поэтому специальная часть хорошо служит учебным целям. Кроме того, Шмидт применяет инструмент математической статистики в тех отраслях ботаники, которые обычно стоят за пределами интересов большинства биометриков. В этой связи специальная часть оказывается значимой не только как раздел учебного пособия, но и как оригинальный научно-методический труд. В первой главе этой части автор рассматривает приложение математических методов к анализу роста растений, ряду Фибоначчи, закономерностям квантированности органогенеза, кривым роста растений с подробным разбором, в частности, критических точек роста. Весь этот материал изложен на высоком научном уровне. Здесь автора, может быть, отчасти можно упрекнуть только в том, что увлеченность его как исследователя местами уводит его от сфер методов математической статистики и их результативности к изложению ботанического материала как такового. С другой стороны, само название этой главы «Математические методы

изучения роста. . .» обязывало автора коснуться производственного процесса как базы роста. Это тем более необходимо и полезно, что эффективные математические методики в этой области пока в учебной отечественной литературе почти не рассматривались и освещены только в малодоступной для студентов специальной литературе (Hunt, 1978; Злобин, 1984). В то же время необходимость подготовки студентов в этой сфере обусловлена современным состоянием биологической науки и агрономии.

Следующая глава специальной части отводится проблемам применения математических методов к сравнению таксонов и анализу их структуры. Здесь автор вновь не просто иллюстрирует разрешающую способность методов математической статистики, а часто дает содержательный анализ проблем числовой таксономии. Но в этой главе это переопределение органично и с автором можно согласиться. Отрыв биологических задач и математических методов друг от друга принес уже немало вреда, приведя к публикации наукообразных, но биологически не осмысленных работ. При рассмотрении проблем таксономии автор справедливо дает высокую оценку факторному анализу и приводит краткое изложение его сущности. Однако было бы полезно подчеркнуть, что факторизации могут подлежать корреляционные матрицы, полученные как на базе *R*-техники, так и *Q*-техники. Во втором случае, как было показано нами (Злобин, 1985), метод оказывается чувствительным к значениям абсолютных величин исходной матрицы. Игнорирование этого явления может привести к грубым искажениям в полученном факторном решении.

В заключительной и наиболее обширной главе автор рассматривает место методов математической статистики в сравнительной флористике. В основе текста лежит раскрытие метода конкретных флор. В этой связи освещены коэффициенты ранговой корреляции, информационные индексы и коэффициенты сходства.

В целом учебное пособие Шмидта заслуживает высокой оценки и широкого применения в вузах страны. Может быть, единственным его принципиальным недостатком является ориентировка на ручной счет (хотя сегодня это только дидактический прием). Современная наука находится в фазе интенсивной компьютеризации. Полностью решена проблема (даже на уровне средней школы) обеспечения вычислительными средствами первого поколения с жесткими программами, широко налажен выпуск программируемых микроЭВМ, на очереди персональные ЭВМ, первые модели которых уже имеются во многих вузах. Сегодняшний студент на производстве уже не будет выполнять расчеты вручную. Это медленно и ненадежно. Рекомендация Шмидта «повторять счет дважды» (с. 14) дела не спасает. Д. Поллард (1982 : 27) авторитетно писал: «почти бесполезны проверки вычислений, если их проводит тот же человек. . . как правило, люди склонны многократно повторять одни и те же ошибки». Современная биометрия может и должна реализовываться (по крайней мере в первом приближении) на программируемых микроЭВМ. Для них опубликованы как общие готовые программы (Цветков, Епанечников, 1984), так и специальные биометрические (Малыренко и др., 1985). Несложен и процесс обучения программированию на языке микроЭВМ. Рецензируемое учебное пособие несомненно выиграло бы, ориентируя студентов именно на эту форму расчетных работ. Основные программы полезно было бы привести в Приложении к учебному пособию. Тем не менее отдельные недочеты не умаляют высокого дидактического и научного уровня рецензируемого издания. Они могут быть легко устранены при подготовке второго издания, тираж которого желательно увеличить.

ЛИТЕРАТУРА

- Злобин Ю. А. Ценобитические популяции растений. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984. 51 с. — Злобин Ю. А. О некоторых параметрах для оценки реакции ценопопуляций на влияние антропогенных факторов. — В кн.: Антропогенные процессы в растительности. Уфа: Изд-во Башкирского филиала АН СССР, 1985, с. 89—101. — Малыренко В. А., Злобин Ю. А., Сухой И. Б. Руководство к применению микроЭВМ «Электроника БЗ-34», «Электроника МК-56», «Электроника МК-54» для агрономических и биологических расчетов. Сумы: Изд-во Сумского филиала Харьковского сельскохозяйственного института, 1985. 47 с. — Поллард Д. Справочник по вычислительным методам статистики. Москва: Финансы и статистика, 1982. 344 с. — Снедекор Д. У. Статистические методы в применении к исследо-

ваниям в сельском хозяйстве и биологии. М.: Изд-во сельскохозяйственной литературы, 1961. 503 с. — Цветков А. Н., Епанечников В. А. Прикладные программы для микроЭВМ. М.: Финансы и статистика, 1984. 175 с. — *Biometrisches Wörterbuch*. Berlin: VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, 1968, Bd 1. 507 S.; Bd 2. 540 S. — *Hunt R. Plant growth analysis*. L.: Edward Arnold Ltd., 1978. 67 p.

Ю. А. Злобин.

Сумский филиал
Харьковского сельскохозяйственного института.

Получено 11 III 1986.

УДК 0.19.941 : 002.01 : 633.2.03(571.6)

Бот. журн., т. 72, № 1

Г. Д. Дымина. Луга юга Дальнего Востока (Зейско-Буреинского Приамурья). — Новосибирск: Наука, 1985. 192 с. Т. 600. Ц. 2 р. 40 к.

E. P. MATVEYEVA. G. D. DYMINA. THE MEADOWS OF THE SOUTH OF THE FAR EAST (ZEISKO-BUREIN NEAR-AMUR REGION). 1985

Монография состоит из «Введения», шести глав, «Заключения» и «Списка литературы». Она посвящена итогам многолетних геоботанических исследований лугов восточной части БАМа — важного экономического района, ранее слабо изученного. Во «Введении» (с. 3—5) сообщается, что район является основной житницей Дальнего Востока (ДВ). Из 3 млн. га 54 % площади занимают кормовые угодья, из которых в настоящее время используется только 30 %. До исследований автора по луговой растительности района было опубликовано всего 4 работы. Автор посвятила ее изучению 10 лет (1968—1978).

В главе 1 (с. 6—11) «Краткая характеристика района исследований» в сжатой форме дается представление о географическом положении, геоморфологии, климате и его особенностях (за время летних муссонных дождей выпадает до 70 % годовых осадков, а за вегетационный сезон — до 90 %). Зима солнечная, сухая, малоснежная, что способствует сильному промерзанию почвы, так как морозы на юге достигают -20° , а на севере -35° с максимумами -48 — -55° C. Весна сухая, холодная. Лето теплое и влажное. В долинах рек весеннее половодье выражено слабо. Характерны летние паводки в 4—6 сроков во время ливневых дождей. Теплая, сухая, солнечная осень продлевает вегетационный сезон. Почвы изучены слабо, представлены их луговые и лугово-черноземовидные разности тяжелого механического состава; воздушно-водный режим временами неблагоприятный.

Район исследования лежит в зоне тайги и смешанных хвойно-широколиственных лесов (по: В. Б. Сочава, 1967; Ю. П. Зубов, 1974). Приведена картосхема района.

Глава 2 (с. 11—48) — «Флора луговых сообществ». Специальных исследований сосудистых растений района ранее не было. Автор выявила на лугах и прилегающих к ним степях и болотах 628 видов, из них постоянны на лугах 330. Приведены весьма информативные таблицы (1—8). Уделено внимание мохообразным и низшим споровым (водорослям и грибом) растениям, редко рассматриваемым в работах о лугах. Мхи на лугах имеют не более 10—20 % покрытия с мощностью покрова 1—2 мм, приведен список 34 видов мхов.

Глава 3 (с. 48—105) — «Характеристика доминантов». Выявлены и охарактеризованы 22 вида доминантов злаков и осок (табл. 9). Наиболее распространенным из них является *Calamagrostis langsdorffii* (*C. purpurea*), занимающий в регионе и вообще на ДВ более 60 % площади и дающий до 70 % кормовой массы. Рекомендуются сенокособорот вейниковых лугов. Дерновинно- и кочкообразующие осоки дают около 20 % кормовой массы и занимают 25 % площади. Рассмотрен процесс кочкообразования. Очень интересны новые данные о разрушении кочек полевками и муравьями. Уделено внимание проблеме выжигания кочек, но это хозяйственное мероприятие неправильно отнесено к физическим природным факторам (с. 82). Подчеркнута мозаичность луговых сооб-

ществ. Дана эколого-фитоценотическая характеристика осок, отмечено, что осока Шмидта близка по экологии вейнику Лангсдорфа. Очень интересны и во многом новые данные о поедаемости осок сельскохозяйственными и дикими животными (37 видов). Отмечено большое значение осок в ранневесенний период выпаса, когда злаки еще не развиты. Рассмотрены также доминанты бобовых (которых мало) и разнотравья, составляющего значительную долю урожая.

В главе 4 (с. 106—111) «Изменчивость сообществ» рассмотрены сезонные аспекты в луговых сообществах с мая по октябрь.

Глава 5 (с. 111—158) — «Классификация лугов». Этому важному теоретическому вопросу автор посвятила много внимания. Обсуждены общие положения и состояние разработки основных направлений классификации растительности в СССР и за рубежом. Придя к заключению о перспективности широко принятой за рубежом классификации растительности по системе Браун-Бланке, автор отделяет луговые сообщества от других травяных, приводит соответствующую методику обработки материала, характеристику экологических групп видов и синтаксонов и сравнение последних с таковыми некоторых других авторов района исследования. Обработка материала проведена последовательно, сопровождается полными флористическими списками и многими таблицами, содержащими богатую информацию. Одобрив проведенные автором глубокие флористический, экологический и фитоценотический анализы полных списков растений луговых сообществ по системе Браун-Бланке, нельзя не отметить, что в конечном итоге в классификации затушеввалось значение такого ведущего доминанта, каким является вейник Лангсдорфа. Несмотря на то что сообщества с его преобладанием занимают огромные площади района исследований и дают около 70 % фитомассы, автор объединяет их в одну субассоциацию, что не отражает ведущей роли этого вида в травяном покрове лугов обширного региона. При всех достоинствах классификации по системе Браун-Бланке она менее наглядна, чем классификация по доминантам (с анализом всего флористического состава синтаксонов), и менее пригодна для использования в прикладных целях (например, для картирования, районирования, оценки кормовой значимости разных типов лугов и т. п.). Но проведенный автором всесторонний анализ флоры может быть успешно использован для построения классификации по доминантам.

Глава 6 (с. 159—172) — «Распределение растительности по элементам рельефа и ее динамика». Рассмотрены пространственные смены и сукцессионные ряды, а также некоторые зональные особенности лугово-болотной растительности и общая направленность смен. Думается, что более уместно было бы рассмотреть эти вопросы перед главой о классификации лугов.

«Заключение» (с. 173—174). Очень лаконично автор подчеркивает особенности формирования лугов в контрастном климате Зейско-Буреинского Приамурья, в частности сочетание в сообществах видов растений разной экологии, малое разнообразие типов сообществ, относительно небольшое число доминирующих видов. Отмечается высокая устойчивость продуктивности лугов в теплом и влажном климате региона, позволяющая использовать их в течение длительного вегетационного сезона. Кормовая ценность травостоев лугов определяется автором как вполне удовлетворительная и хорошая.

Список литературы (с. 175—189) содержит 322 публикации (в том числе 14 зарубежных авторов), уместно процитированные в монографии.

Заканчивая рецензию, нельзя не отметить фундаментальность проведенных исследований, дающих достоверный материал для разработки прикладных аспектов, в частности для рекомендаций комплекса мер по поверхностному улучшению и повышению продуктивности и качества разных типов лугов, частично данных автором. Несмотря на некоторые замечания, работа в целом заслуживает хорошей оценки.

Е. П. Матвеева.

П. Л. Горчаковский, С. Г. Шиятов. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорье. — М.: Наука, 1985. 209 с. Т. 1200. Ц. 2 р. 30 к.

K. A. MALINOVSKY, I. V. TZARIK. P. L. GORCHAKOVSKY, S. G. SHIYATOV. PHYTOINDICATION OF THE ENVIRONMENT CONDITIONS AND NATURAL PROCESSES IN HIGHLAND. 1985

Написанная известными исследователями флоры и растительности Урала книга посвящена выявлению особенностей условий среды и природных процессов методами, называемыми авторами вслед за А. А. Корчагиным фитоиндикационными. Фитоиндикация толкуется авторами как дальнейшее развитие учения о растительных индикаторах, начатое в нашей стране Л. Г. Раменским, В. Н. Сукачевым, С. В. Викторовым, Б. В. Виноградовым и другими, создавшими специальный раздел геоботаники, разрабатывающий способы использования растительного покрова в качестве индикатора условий среды. Объектами фитоиндикации авторы избрали условия среды и природные процессы в бореальных высокогорьях. Вместе с тем в книге приводятся примеры фитоиндикации из других областей земного шара, в связи с чем она может вызвать интерес исследователей высокогорий других, небореальных, зон. Выбор высокогорий как объекта исследований вполне оправдан уникальностью экосистем, их низкой стабильностью и быстрой реакцией на изменение условий среды.

Книга состоит из краткого Введения, шести глав, Заключения и Списка литературы. В первой главе рассмотрены основные теоретические положения и методы фитоиндикации условий среды и природных процессов. Среди них: фитоиндикация на основании флористического состава и структуры растительных сообществ, закономерностей распределения растительности, изменений морфологических признаков растений, дендрохронологии, спорово-пыльцевого анализа, лишеноиндикации. Приведены примеры фитоиндикации климата по доминантным и сопутствующим видам, расположению снежников, обилию проточного увлажнения, контурам морозной трещиноватости грунтов в горных тундрах, а также по антропогенному влиянию. В качестве других информативных показателей условий среды и природных процессов авторы рассматривают мозаичность растительного покрова, ритмику сезонного развития, внешний облик и форму крон деревьев, степень жизненности, возрастную структуру популяций и др. Особое внимание уделено дендрохронологическому методу. Более детально, чем для других методов, описаны особенности отбора, обработки и датировки годовых колец, дающих основания для суждения о климате в прошлом и будущем.

Во второй главе рассмотрены различные варианты поясности. Авторы высказывают свои суждения относительно зависимости поясности растительности от положения горной страны в системе горизонтальной зональности. Эти взгляды были и раньше в работах одного из авторов. В отличие от традиционного деления высокогорий на субальпийский, альпийский и субнивальный растительные пояса, принятого для неморальной зоны Европы (Альпы), обращается внимание на целесообразность выделения вариантов поясности в горных странах отдельных природно-климатических зон. Эти взгляды развивались А. И. Толмачевым и К. В. Станюковичем. В бореальной зоне Евразии авторы выделяют поясы подгольцовый, горно-тундровый, холодных гольцовых пустынь. В этом разделении имеет место некоторое совпадение ландшафтов с характером растительности, придающее убедительность аргументации.

В связи с тем, что верхняя граница леса представляет собой важный биогеографический рубеж между лесным и подгольцовым поясами, большое внимание в третьей главе уделено трактовке понятия «верхняя граница леса». Рассмотрена пригодность принимавшихся в качестве верхней границы леса признаков (полнота, площадь лесного ценоза, высота и диаметр деревьев, форма крон и т. п.) и их сочетаний. Поскольку до сих пор нет единой трактовки понятия, приведено ее обоснование. Авторы утверждают, что верхняя граница

леса — это граница между территориальными единицами растительности, т. е. между лесными и нелесными фитоценозами, выглядит она не как линия, а как полоса, представляющая собой совокупность границ между лесными и примыкающими к ним нелесными фитоценозами.

Вопросы фитоиндикации климатических условий освещены в четвертой главе. Это основная глава книги. Фитоиндикация базируется на оценке влияния климата в целом или отдельных ситуаций климатических факторов на состав и структуру растительных сообществ, на форму надземных и подземных частей растений, годичный прирост, состояние древесины, жизненность растений и их сезонную ритмику. Индикация толщины и свойств снежного покрова, его распределения во время снежных метелей, сползания, режима снегонакопления и времени снеготаяния осуществляется, например, по таким признакам, как отмирание верхней части побегов, форма роста деревьев, коленчатая деформация стволов, шлифовка стволов, направление роста стволов стлаников, изменение обилия видов с длительным периодом вегетации, формирование специфических сообществ из криофитов и криопсихрофитов. Среди фитоиндикационных признаков ветровой ситуации рассматриваются флагообразность кроны, ориентация отшлифованной поверхности стволов, асимметрия корневой системы и ориентация эксцентричных годичных колец, а термического режима — уровень верхней термической границы леса, состав пород, жизненность системы растений и структура годичных колец. Анализируются также возможности фитоиндикации циклических колебаний климата на основании особенностей роста деревьев и смещения верхней границы леса. Одним из наиболее эффективных методов фитоиндикации параметров условий среды авторы считают выявление в фитоценозах отдельных феноритмических групп растений, приуроченных в цветении к отдельным периодам вегетационного сезона, и сравнение отклонений сроков их цветения от средних многолетних. Эти данные могут быть использованы для прогнозирования динамики урожайности пастбищ.

Интегральная фитоиндикация условий среды может быть достигнута путем сопоставления геоботанических карт, составленных методами наземного и дистанционного картирования. В условиях бореальных высокогорий, характеризующихся большой пестротой экологических условий и небольшими площадями сообществ, в качестве единицы картирования рекомендованы фитоценохоры, представляющие собой сочетания отдельных компонентов фитоценомер. В книге приведены топологические подразделения фитоценохор для южной части Среднего Урала, указаны положения их в рельефе, эдафические условия и дешифровочные признаки.

Пятая глава, также большая по объему, посвящена фитоиндикации природных процессов — пожаров, лавин, селей, обвалов, оползней, деятельности ледников, вулканов, смещению ботанико-географических рубежей. Фитоиндикация этих процессов базируется на датировке механических повреждений деревьев и кустарников, аномалиях морфологических признаков, анализе структуры и динамики сообществ. Приводится много прямых и косвенных признаков повреждений деревьев и кустарников, на основании которых можно судить о прохождении пожаров, его границах, направлении и интенсивности. Деятельность снежных лавин определяется физиономическими изменениями в составе, структуре и распределении растительности, а датируется она механическими повреждениями надземных частей деревьев и кустарников. Как примеры критериев индикации описаны разные виды прочесов в пределах лесных поясов, лавинные типы верхней границы леса, аномалии в распределении растительности, деформации и повреждения деревьев. Также детально описаны индикаторные признаки, которые дают основания для определения мощности и границ схождения селей, обвалов, оползней, плоскостного смыва, а также ледниковой деятельности и деятельности вулканов. Особый интерес представляет раздел, в котором рассматриваются вопросы фитоиндикации смещения верхней границы леса и других ботанико-географических границ на основании изменения радиального прироста деревьев, возрастной структуры и датировки времени отмирания древесины, спорово-пыльцевого анализа и фиксации при помощи фотоснимков.

В последней главе освещены возможности фитоиндикации антропогенной деятельности на основании изменения флористического состава сообществ, синантропизации флоры, снижения верхней границы леса и появления на месте коренных фитоценозов вторичных сообществ. Здесь же описаны типы антропогенных границ леса, их отличие от естественных границ, методы дистанционной индикации и определение их на основании показателей пастбищной дигрессии.

Книга хорошо написана, базируется на большом фактическом материале, содержит много ценной информации о методах и возможностях фитоиндикации; ее следует признать ценной для геоботаников разных профилей.

Среди недостатков книги следует отметить непропорциональность отдельных глав, проявляющаяся в одних случаях во фрагментарном описании некоторых методов и явлений (глава 1), в других — их излишней детализации (глава 3), а также недостаточно полное освещение фитоиндикации условий среды и природных процессов в поясах горно-тундровом и холодных гольцовых пустынь по сравнению с подгольцовым поясом, поэтому в книге фитоиндикация обосновывается главным образом на примерах деревьев. Доминирующими же в высокогорье являются кустарники, кустарнички и травянистые многолетники. Не соблюдено рациональное соотношение в детальности описания методов. Например, в обсуждении методов фитоиндикации (глава 1) много места уделено дендрохронологическому анализу, о возможности применения других методов фитоиндикации (структура растительности, возрастная структура древостоев, радиоуглеродная датировка и др.) только упоминается. Одним из наиболее эффективных и доступных приемов фитоиндикации следует считать ценопопуляционный анализ сообществ. Такие параметры ценопопуляций, как плотность и численность особей, их масса, возрастное состояние, полнотность возрастных спектров, характер онтогенеза, существенно изменяются под влиянием условий среды. Они могут с успехом применяться в фитоиндикации. В книге имеются упоминания о некоторых индикационных признаках популяций (с. 5), однако нет описания методов ценопопуляционного анализа. К сожалению, он не использован в фитоиндикации. Не совсем удачно данное авторами определение верхней границы леса (см. выше). Это определение в большей степени характеризует границу между поясами, чем верхнюю границу леса, так как оно одновременно касается и верхней границы лесного, и нижней границы подгольцового поясов. Нам представляется нецелесообразной постановка вопроса о том, является ли верхняя граница леса линией или полосой. Понимание верхней границы леса зависит от точки зрения исследователя и оказывается субъективным. Принятие континуума вообще лишает смысла дискуссию о границах. Организменная точка зрения, которой придерживаются авторы, дает основания для представления о верхней границе леса как линии, если принять общее лесоводческое правило об отнесении к лесным ценозам насаждений, имеющих полноту не менее 0.3; одновременно ее можно провести по границе изолированных лесных массивов в случае их фитоценотической и исторической близости. В книге приводятся интересные рассуждения авторов и примеры, касающиеся категории верхней границы леса, но все они имеют только косвенное отношение к теме фитоиндикации вообще, и к высокогорьям в частности. Ведь главной чертой высокогорий является их безлесность, поэтому большее значение для раскрытия темы имеет не верхняя граница леса, а нижняя граница высокогорий. После детального обсуждения критериев верхней границы леса и их типизации авторы так и не сделали вывода о том, к какому же поясу принадлежит их полоса — горно-лесному или подгольцовому.

Отмеченные недостатки не снижают общей ценности книги, которая, без сомнения, заинтересует многих ботаников и других специалистов, занимающихся вопросами фитоиндикации в горных странах.

К. А. Малиновский, Й. В. Царик.

Львовское отделение
Института ботаники АН УССР.

Получено 28 III 1986.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 006.3 : 581.5

ВСЕСОЮЗНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ»,
ПОСВЯЩЕННАЯ ПАМЯТИ А. А. УРАНОВА

(28—31 I 1986)

L. B. ZAUGOLNOVA, E. L. LYUBARSKY. THE ALL-UNION CONFERENCE
«POPULATION ECOLOGY OF PLANTS» IN MEMORY OF A. A. URANOV (JANUARY, 28—31, 1986)

Конференция была организована в Научном центре биологических исследований в г. Пущино Московской обл. кафедрой ботаники и проблемной биологической лабораторией (ПБЛ) Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина совместно с лабораториями моделирования фитоценозов и прикладной экологии Института почвоведения и фотосинтеза АН СССР, кафедрой ботаники Казанского государственного университета им. В. И. Ульянова-Ленина, Научным советом АН СССР по биогеоценологии и охране природы, Московским обществом испытателей природы и Научно-исследовательским вычислительным центром АН СССР.

Эта научная конференция — третья по счету, посвященная памяти А. А. Уранова; первая состоялась в 1977 г., вторая — в 1981 г. (Заугольнова и др., 1982а, б). Конференция 1986 г. значительно превзошла предыдущие по числу участников, их географическому представительству, объему проделанной работы, что свидетельствует о серьезном расширении и углублении научно-исследовательских работ в области популяционной экологии растений в нашей стране.

В течение 4 дней на 8 заседаниях участники заслушали 26 докладов по основным проблемам популяционной экологии растений и 10 докладов референтов, прокомментировавших 93 стендовых сообщения, демонстрировавшихся перед их обсуждением.

В работе конференции приняли участие 150 человек, представлявших 13 академических и 5 отраслевых учреждений, 14 педагогических институтов, 12 университетов, 6 сельскохозяйственных и медицинских институтов, 4 заповедника и 6 ботанических садов.

Б. А. Юрцев (Ленинград) в докладе «О понятии „популяция“ в геоботанике, флористике, ботанической географии» разносторонне осветил популяционные подходы в цикле смежных ботанических наук и их отражение на понятийном аппарате популяционной экологии растений. Доклад **А. М. Маурина** (Рига) «Развитие идей А. А. Уранова о формализации возрастных состояний» был посвящен очень актуальной проблеме оценки собственного времени особей в популяции и использованию соответствующих методических приемов в практике популяционных исследований.

В докладе «Популяционно-консортивный анализ биогеоценозов» **И. В. Царик** (Львов) на примере конкретных исследований в Карпатах показал разносторонние связи между ценопопуляциями растений и зоокомпонентами биоценоза, отметив сложную картину воздействия беспозвоночных и позвоночных животных на разные аспекты жизнедеятельности растений.

Д. К. Апаля (Вильнюс) в докладе «Популяционная экология растений и проблема обогащения и охраны растительности» поделилась перспективным опытом создания «полукультурной» растительности.

С. И. Розанов (Пущино) в своем докладе «Перспективы реконструкции биоценозов в условиях антропогенной нагрузки» обратил внимание участников конференции на серьезность создавшегося в биосфере положения в связи с давлением «антропогенного пресса» и на необходимость направить популяционно-экологические исследования на решение практических вопросов реконструкции биоценозов.

Сложной проблеме популяционных границ был посвящен доклад К. А. Малиновского (Львов) «Изучение границ естественных популяций растений». Типы границ естественных (панмиктических) популяций у растений выделены на основе изучения ритма цветения, характера распространения семян и переноса пыльцы; в докладе была дана характеристика изолированных и континуальных популяций.

В докладе Л. В. Денисовой, М. Г. Вахрамеевой и С. В. Никитиной (Москва) «Типы возрастных спектров ценопопуляций в семействе орхидных» авторы отразили связь возрастных спектров с основными популяционными показателями растений (возобновление, отмирание, скорость развития и т. д.), выделили общие и специфические черты в жизни популяций растений этого семейства. Проблема популяционно-экологического исследования лекарственных растений рассмотрена в докладе Н. А. Некратовой и Н. Ф. Некратова (Томск) «Возрастная структура популяций лекарственных растений как показатель их состояния».

Обсуждению итогов большого цикла сравнительно-описательных, стационарных и экспериментальных исследований ценологических популяций длиннокорневищных и наземно-ползучих травянистых растений посвятили доклад «Популяционно-экологические исследования вегетативно подвижных растений» Е. А. Любарский и В. И. Полунова (Казань).

В докладе М. В. Маркова (Казань) «Репродуктивное усилие и стратегия жизни у растений» рассмотрено значение репродуктивного усилия (отношение биомассы репродуктивных органов растения к общей биомассе) как одного из количественных показателей, позволяющих оценивать стратегию популяций разных видов растений; из которых автор рассмотрел преимущественно однолетники.

О. В. Смирнова и О. И. Евстигнеев (Москва) в докладе «Биоэкология широколиственных деревьев и устойчивость ценозов» дали характеристику различных типов поведения видов широколиственных деревьев, обратив особое внимание на изменение светолюбия и теневыносливости с возрастом; на базе этих исследований разработан научный подход к оценке и восстановлению нарушенных популяций деревьев.

Особенно большой интерес вызвал доклад Л. А. Жуковой и А. С. Комарова (Москва, Пущино) «Поливариантность онтогенеза и динамические процессы в ценопопуляциях», в котором на примере анализа ряда видов в посевах было показано внутривидовое варьирование растений по темпам развития, при этом максимальная реализация возможностей растений отмечена в средней части диапазона условий; предложена классификация типов поливариантности развития у растений. В докладе Л. А. Чистяковой (Пенза) «Поливариантность онтогенеза и типы поведения деревьев в широколиственных лесах» продемонстрирована морфологическая поливариантность у деревьев и связь ее с условиями существования. Актуальной проблеме популяционно-экологических исследований интродуцентов посвятила свой доклад Н. В. Трулевич (Москва) «Темпы онтогенеза интродуцированных популяций», в котором на примере интродуцентов показала несколько вариантов изменений в темпах развития особей и отметила связь их с жизненной формой, фитоценотическими и экотопическими условиями исходного местообитания.

Ю. К. Подгорный (Ялта) в докладе «Особенности микроэволюционных процессов и популяционные системы горных растений» обосновал определяющую роль элементов горного рельефа в разграничении конкретных популяций растений в горных условиях. М. В. Придня (Сочи) выступил с докладом «Популяционная экология растений и защита генофонда в заповедниках и преобразуемых экосистемах Кавказа», в котором на примере условий Кавказа рассмотрел роль популяционно-экологических исследований в решении проблемы защиты генофонда растений. Доклад Е. И. Курченко (Москва) «Типы функционирования ценопопуляций в связи с видообразованием» посвящен оценке энергии семенного возобновления разных луговых видов в сомкнутых сообществах. Выделено три типа функционирования растений, которые обеспечивают различные возможности видообразования в условиях конкуренции в результате разной частоты смены поколений.

Большой интерес вызвал доклад К. А. Куркина (Дединовская опытная станция) «Использование жизненного состояния подроста в качестве показателя интегрального давления фитоценотической конкуренции». Автор предложил оценивать степень напряженности общей конкуренции по отношению прироста биомассы «на свободе» к приросту в условиях фитоденситизации с использованием пересадки растений или подсева.

В интересном докладе Т. С. Чибрик (Свердловск) на основе популяционного анализа злаков и бобовых в посевах предложены практические рекомендации по освоению нарушенных промышленностью земель Урала. В серии докладов — Н. Д. Кожевниковой (Фрунзе), Р. А. Мاستинской (Новосибирск), И. М. Ермаковой и Л. Б. Заугольной (Москва) — на примере видов разных жизненных форм было показано влияние экотопических, фитоцено-

тических и антропогенных факторов на разные стороны жизнедеятельности организма и популяции, что привело к разграничению понятий «реальный оптимум организма и популяция», которые в природе совпадают довольно редко. В докладе Заугольновой особое внимание было уделено необходимости четкого определения критериев оптимума при его изучении в природе. Различные взаимосвязи между признаками жизненной формы растений и особенностями возобновления ценопопуляций нашли отражение в докладе В. Н. Егоровой «Возобновление и функционирование растений на пойменных лугах (на примере бобовых и злаков)». Два доклада были посвящены особенностям половой структуры: Е. И. Демьянова (Пермь), используя обобщение обширного материала, показала специфику половой структуры гинодиэцичных и двудомных цветковых растений; оригинальным был доклад, представленный Н. И. Шориной (Москва), которая остановилась на особенностях возрастной и половой структур гаметофитов папоротников и показала, какую роль играет фитогенное поле гаметофитов в детерминации их полового статуса.

Референты стендовых докладов познакомили слушателей с исследованиями, разнообразными как по направлениям, так и по объектам. В качестве референтов выступили С. В. Никитина (редкие виды растений), Н. И. Шорина (папоротники, лесные травянистые виды), И. М. Ермакова (луговые многолетники в культуре), А. С. Комаров (модели и количественные методы), О. В. Смирнова (деревья и кустарники), Л. И. Воронцова (растения аридных зон), М. В. Марков (сорные виды), Л. А. Жукова (луговые виды в природных сообществах), Е. И. Курченко (внутрипопуляционная неоднородность и границы популяций), И. Л. Крылова (лекарственные растения).

В заключение с отчетом о работе координационной группы по вопросам популяционной биологии растений, избранной предыдущей Всесоюзной конференцией (Москва, 1981), выступила Л. Б. Заугольнова, отметившая важную роль организованных в период между конференциями 1981 и 1986 гг. региональных конференций (Москва, 1983), симпозиумов (Покровка Киргизской ССР, 1982), семинаров (Ворохта, 1983) по отдельным проблемам популяционной биологии растений (Любарский и др., 1984).

При обсуждении докладов была особенно подчеркнута необходимость сосредоточить основные усилия при изучении популяций на развертывании стационарных и экспериментальных исследований и математического моделирования, всемерно объединять генетические и экологические аспекты исследований, активно способствовать эффективному решению проблем охраны природы и народного хозяйства.

Следует отметить разнообразие внепрограммных мероприятий, которые включали обсуждение научных вопросов, показ слайдов, экскурсии для знакомства с работой ЭВМ и дисплейным классом в школе г. Пущино.

Конференция выразила глубокую благодарность организаторам, обеспечившим успешное осуществление программы конференции, а также взаимное знакомство ее участников с современными методами математического моделирования.

Была отмечена активная деятельность ПБЛ и кафедры ботаники МГПИ им. В. И. Ленина как ведущего центра популяционных исследований, разрабатывающего важнейшие проблемы популяционной экологии, организовавшего три Всесоюзные конференции.

Конференция сочла необходимым отметить, что за 5 лет, прошедших со времени Второй всесоюзной конференции памяти А. А. Уранова (1981), существенно увеличилось число исследователей, разрабатывающих проблемы популяционной экологии, расширились география и тематика таких работ. Наряду с давно зарекомендовавшими себя московской, львовской, казанской, новосибирской популяционными школами оформились новые группы исследователей на Урале, в Крыму, Томске, Сумах, Кировске и других местах. К работе в этом направлении привлечено большее число молодых специалистов. Эти работы уже нашли значительный практический выход в осуществленных мероприятиях по охране природы и рациональному использованию природных ресурсов.

Конференция сочла целесообразным рекомендовать более широкое использование методов экспериментальной экологии и машинной обработки материалов, всемерно активизировать работы в области моделирования популяционных процессов как в естественных фитоценозах, так и в агроценозах с целью повышения эффективности научных исследований, расширить исследования в области популяционной генетики; организовать работу по широкому внедрению методов популяционного анализа при изучении популяций редких видов растений как весьма перспективных для выработки рекомендаций по их охране и восстановлению. Просить ПБЛ МГПИ им. В. И. Ленина и Институт охраны природы и заповедного дела распространить методику изучения редких видов в сети заповедников и заказников и других учреждениях. Рекомендовать специалистам принять участие в составлении дискриптеров

для «Красной книги», специальных программ и банка геномов; просить ВИЛР разработать и опубликовать унифицированную методику изучения популяций лекарственных растений с целью оценки их состояния и разработки рациональных способов и норм заготовки лекарственного сырья. Усилить комплексные работы по интродукции растений.

Отмечая успешную работу ПБЛ МГПИ им. В. И. Ленина в области изучения популяционной биологии деревьев и одобряя начатые ею практические мероприятия по восстановлению и реконструкции лесных сообществ, этому коллективу было поручено разработать и опубликовать методику изучения и анализа популяций древесных растений.

На базе МГПИ им. В. И. Ленина и лаборатории моделирования фитоценозов ИПФ АН СССР и НИВЦ АН СССР было решено создать библиографический банк данных по вопросам популяционной экологии.

Следующую конференцию памяти А. А. Уранова по вопросам популяционной экологии растений решено провести в 1990—1991 гг. во Львове, в 1987—1988 гг. — провести школу-семинар на тему «Взаимоотношения растений и пространственная структура популяций».

ЛИТЕРАТУРА

Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В., Григорьева Н. М. Всесоюзная конференция «Биология, экология и взаимоотношения растений», посвященная памяти А. А. Уранова (27—29 I 1981). — Бот. журн., 1982а, т. 67, № 12, с. 1701—1705. — *Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В., Григорьева Н. М.* Всесоюзная конференция «Биология, экология и взаимоотношения популяций растений», посвященная памяти А. А. Уранова (27—29 I 1981). — Бюл. МОИП, отд. биол., 1982б, т. 87, вып. 4, с. 136—138. — *Любарский Е. Л., Малиновский К. А., Царик И. В.* Всесоюзный семинар «Динамика ценопопуляций травянистых растений» (с. Ворохта Ивано-Франковской области УССР, 4—7 VIII 1983). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 9, с. 1292—1294.

Л. Б. Заугольнова, Е. Л. Любарский.

Московский государственный
педагогический институт
им. В. И. Ленина,
Казанский государственный
университет
им. В. И. Ульянова-Ленина.

Получено 11 V 1986.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3(477)58(208)

УКРАИНСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО В 1985 г.

V. D. SAVITSKY. THE UKRAINIAN BOTANICAL SOCIETY IN 1985

В отчетном, завершающем году XI пятилетки усилия украинских ботаников были нацелены на выполнение решений XXVII съезда КПСС и XXVI съезда Компартии Украины, постановления ЦК КПСС и Совета Министров СССР «О дополнительных мерах по усилению охраны природы и улучшению использования природных ресурсов». Особое внимание уделялось внедрению результатов фундаментальных исследований в практику народного хозяйства. Важное место в работе занимали проблемы, связанные с решением задач Продовольственной программы СССР.

Основная деятельность Украинского ботанического общества (УБО) осуществлялась в соответствии с утвержденным планом работы на 1985 г.

В Центральном (Киевском) отделении работа проводилась в 7 секциях.

На заседаниях секции флоры и растительности обсуждены 18 докладов и сообщений. С интересом заслушаны сообщения о фитоценологических особенностях Криволуцкого государственного заповедника (В. С. Ткаченко, А. П. Генев), об экспедиционных исследованиях флоры Средней Азии и Казахстана (И. И. Сикюра, А. Я. Осташевский, Г. А. Козак), ботанико-географических особенностях некоторых видов рода *Rubus* L. (Б. В. Заверуха). С большим интересом заслушали доклад Н. Р. Мейер-Меликян о современных достижениях палинологии в нашей стране и за рубежом. Члены секции прочитали 34 лекции, провели 18 экскурсий, 12 раз выступали по радио и телевидению.

На секции микологии и фитопатологии прочитаны 12 докладов, в которых рассмотрен широкий круг вопросов изучения грибных организмов. Ряд докладов представляет собой обобщение результатов многолетних исследований систематики, экологии, морфологии и географии разнообразных систематических групп грибов (Л. И. Бурдюкова, В. П. Гайова, В. Т. Билай). В сообщениях Л. В. Рындиной, Е. К. Карпенко, В. П. Гелюты шла речь о распространенности отдельных систематических и экологических групп грибов в разных регионах СССР. Общий интерес и живое обсуждение вызвал доклад, посвященный результатам исследования мучнисто-росяных грибов с помощью сканирующего электронного микроскопа (О. А. Закордонец, В. П. Гелюта, С. А. Симонян). Прикладные аспекты микологических и фитопатологических исследований освещены в докладах Н. И. Кольнобрицкого, Т. С. Хруставчук, Р. Е. Пашкевич, Н. А. Бисько. Члены секции прочитали 36 лекций, провели 80 экскурсий, 4 раза выступали по радио.

В секции альгологии состоялись 8 заседаний, на которых заслушаны 19 докладов. Большая часть докладов касалась результатов исследования современных водорослей, однако несколько сообщений затрагивали вопросы палеоальгологии. Два обзорных доклада дали представление о состоянии изучения азотфиксирующих водорослей рисовых полей (Л. П. Приходькова) и об общих тенденциях развития современной альгологии (Н. В. Кондратьева). Два доклада Г. М. Мордвинцевой касались вопросов внутривидовой дифференциации и категоризации у десмидиевых водорослей, доклад М. И. Радченко — пигментов некоторых видов рода *Dunaliella*. Сообщение П. М. Царенко, О. В. Коваленко, В. П. Юнгер посвящено результатам исследования видового состава и распределения водорослей в водоемах Украинского Полесья, а доклад П. М. Царенко, А. С. Карцева, А. Ж. Исмагуловой — находкам новых и редких для флоры СССР видов водорослей. Палеоальгологические доклады были посвящены эволюции водорослей в фанерозое (А. А. Ищенко), изучению динофлагеллят (А. Б. Стотланд), диатомовых водорослей верхнечетвертичных отложений Черного моря (А. П. Ольштинская). Члены секции прочитали 28 научно-популярных лекций, провели 18 экскурсий, опубликовали 70 статей, 3 монографии, 3 брошюры.

На заседаниях секции цитологии, эмбриологии и анатомии растений заслушаны 8 докладов, посвященных вопросам использования результатов экспериментальной эмбриологии, исследованиям зародышевых мешков и взаимодействию в системе пыльца—пестик (В. П. Банникова, Н. В. Сидорова, С. П. Шпилева). За отчетный период члены секции прочитали 11 лекций.

На секции физиологии растений обсуждены 5 докладов, которые касались различных вопросов метаболизма и развития высших растений (А. Т. Бабинiec, Н. С. Лисовая, В. А. Негрецкий, Н. Н. Воробец). Члены секции прочитали около 200 научно-популярных лекций, 7 раз выступали по радио и 6 по телевидению.

В секции дендрологии на 8 заседаниях заслушаны 8 докладов, посвященных вопросам биологии, акклиматизации и интродукции ценных и редких представителей дендрофлоры. Члены секции провели определенную популяризаторскую работу, в частности состоялись 12 выступлений по радио и телевидению.

Секцией экологии и охраны растительности проведены 4 заседания. Обсуждены вопросы лесной типологии и влияния осушительной мелиорации на растительность Полесья (В. К. Мякушко, Г. М. Каркуцнев).

В Харьковском отделении УБО на 9 заседаниях заслушаны 19 докладов и сообщений. Обсуждались результаты комплексных ботанических исследований в среднем течении р. Северский Донец (Ю. Н. Прокудин, Л. Н. Горелова), физиологические особенности некоторых сельскохозяйственных растений в связи с повышением их продуктивности (И. Б. Асеева, И. Д. Ходеев), биологические и эколого-ценотические особенности некоторых дикорастущих видов (Е. Д. Ермоленко). Большое внимание уделялось научным и практическим вопросам лесного хозяйства (И. И. Самородов, В. П. Ворон, Л. И. Лунева). Члены Харьковского отделения провели большую научно-популяризаторскую работу: прочитали 145 лекций, провели 365 экскурсий; состоялись 29 выступлений по радио и телевидению. Сотрудники ботанического сада Харьковского государственного университета предложили для озеленения городов 16 видов и 23 сорта цветочно-декоративных растений.

Донецкое отделение. Проведены 13 заседаний, на которых заслушаны и обсуждены 27 докладов. Тематика их охватывает широкий круг вопросов промышленной ботаники (Е. Н. Кондратюк, А. И. Хархота, В. И. Бакланов и др.), физиологии стойкости растений к промышленным загрязнениям (А. А. Игнатенко, Ю. Г. Приседский, Е. В. Еремка), флористических исследований на юго-востоке Украины (Р. И. Бурда, В. С. Гумец, Л. В. Овчаренко, В. В. Кучеровский), систематики (С. А. Максимова, А. Е. Кусков), интродукции и селекции растений (В. В. Бакланова, В. М. Остапко, В. Н. Меженский, А. П. Корнацкий). В Донецком отделении работала Артемовская группа и организованная в отчетном году Угледорская группа. Донецкое отделение приняло активное участие в организации и проведении многих научно-производственных межведомственных совещаний, конференций, выставок и экскурсий.

На 9 заседаниях Днепропетровского отделения заслушаны 11 докладов, в которых обсуждались очередные задачи лесомелиорации (А. Л. Бельгард, А. П. Травлев, Н. Н. Цветкова), вопросы водного обмена растений и регенерационной способности кустарников в условиях техногенного загрязнения (Л. Г. Долгова, Ю. В. Лихолат, Е. Е. Силоватко). О жизни и деятельности классика геоботанической науки Г. М. Высоцкого шла речь в докладе А. Л. Бельгарда. О результатах изучения влияния минерального питания, зимостойкости, урожайности озимой пшеницы в условиях степи УССР доложили И. И. Ярчук и Г. И. Косенко. Члены отделения прочитали 298 научно-популярных лекций, опубликовали 200 статей, 5 раз выступили по телевидению.

Волынское отделение провело 9 заседаний, на которых заслушаны 11 докладов. Члены отделения принимали активное участие в озеленении города, в организации выставки цветов, среди экспонатов которой демонстрировались и редкие растения флоры Волыни. Продолжались исследования флоры области и работа по введению в культуру ценных лекарственных растений. В отчетном году вышла из печати научно-популярная книга В. К. Терлецкого «Необходимые продукты леса».

В Ворошиловградском отделении проведены 5 заседаний, на которых заслушаны 8 докладов. Их тематика преимущественно посвящена изучению флоры и растительности области, а также природоохранным вопросам. Под руководством членов отделения работали две студенческие дружины по охране природы. Члены отделения принимали участие в проведении районных и городских выставок цветов, заседаний народного университета «Природа», исследовании санитарного состояния зеленых насаждений города. Изданы красочные буклеты, посвященные ранневесенним и лекарственным растениям Ворошилов-

градской обл., опубликованы тексты лекций для лекторов общества «Знание» по охране растительного мира области. С целью пропаганды природоохранных знаний прочитаны 206 лекций, осуществлено 6 выступлений по радио и телевидению.

На 7 заседаниях И в а н о - Ф р а н к о в с к о г о о т д е л е н и я обсуждены 18 докладов. Проверено состояние заповедных ботанических объектов в Тлумацком и Городенковском районах, приняты меры по улучшению их охраны. Члены отделения работали по пропаганде ботанических, лесохозяйственных и экологических знаний, внедрению достижений науки в производство, прочитали 210 лекций, провели 41 экскурсию, опубликовали 74 статьи и одну книгу. Отделением поставлен вопрос о необходимости организации в областном центре ботанического сада с двумя филиалами в районе Правобережного Приднестровья и в высокогорном районе Приводораздельных Горган.

В Л у б е н с к о м о т д е л е н и и прочитаны 18 докладов и сообщений. Обсуждались результаты введения в промышленную культуру ряда ценных лекарственных растений: *Astragalus dasyanthus* (Ф. Ф. Бабий, М. И. Коломиец), *Helichrysum arenarium* (В. А. Рак, С. Г. Лисовская), *Convallaria majalis* (А. Г. Губанов). Были заслушаны сообщения по материалам изучения современного состояния природных ценопопуляций *Arnica montana* в Украинских Карпатах (Т. И. Деревинская, Л. Н. Ванярях). Составлены рекомендации для организации специальных приписных угодий и заказников. Рассматривались вопросы химического состава и контроля качества лекарственного сырья (С. С. Горлачева, П. Г. Куцык, В. А. Горлачев). Члены отделения активно пропагандируют идеи рационального использования растительных ресурсов, проводят консультации по вопросам выращивания растений и экскурсии; выступают на страницах газет, по радио.

В Л ь в о в с к о м о т д е л е н и и проведены 10 заседаний, прочитаны 18 докладов, в которых затрагивались вопросы охраны природной флоры и необходимости организации природных парков на территории республики (С. М. Стойко, М. П. Жижин). Рассмотрены разнообразные вопросы изучения популяций высших растений западной Украины (И. В. Царик, М. И. Сварник, О. С. Климишин и др.). Прочитано около 200 лекций, проводились выступления по радио и телевидению.

В К а м е н е ц - П о д о л с к о м о т д е л е н и и проведены 6 заседаний, на которых обсуждены 8 докладов, посвященных охране природы Хмельницкой обл. (С. И. Ковальчук, М. А. Задорожный, С. А. Ярема), новым флористическим находкам (О. М. Клец), интродукции редких растений (Л. Г. Любинская), изучению продуктивности дикорастущих ягодников (И. П. Зиль). Подготовлены материалы по обоснованию целесообразности создания заповедных территорий прибрежных зон Днестровского водохранилища. При участии каменец-подольских ботаников подготовлен список редких растений области и изданы «Зеленая книга редких и исчезающих видов Хмельниччины», «Памятники природы Хмельницкой области» (С. И. Ковальчук, М. А. Задорожный). На страницах газет часто выступают члены общества по вопросам бережного отношения к природе. Всего в периодической печати опубликовано свыше 50 статей.

В О д е с с к о м о т д е л е н и и на 5 заседаниях обсуждены 11 докладов, посвященных изучению охраняемых цветковых растений (В. К. Коломиец), отдельных групп водорослей (Н. Е. Гусяков, Ф. П. Ткаченко), некоторых особенностей плодовых культур (Ф. К. Тихомиров, А. И. Ходько), методика преподавания вопросов эволюции мира растений в средней школе (М. Я. Шубернецкий и др.). Члены отделения принимали участие в организации заказников на территории области, в работе городской выставки цветов. Проведено также около 200 экскурсий, прочитаны 82 лекции, опубликован ряд научно-популярных статей, в том числе краеведческий очерк «Парки над морем» (С. Г. Коваленко, А. С. Бонецкий).

На заседаниях П о л т а в с к о г о о т д е л е н и я заслушаны 10 докладов и сообщений. Большинство из них посвящено вопросам физиологии и эмбриологии растений, микологии. Члены отделения опубликовали 20 научных статей, монографию по вопросам охраны лекарственных растений (Д. С. Ивашин). Получены авторские свидетельства на способ стимуляции партенокарпии у груш и способ регулирования у этой же культуры (И. М. Голубинский, В. М. Самородов). В Полтаве проводились традиционные выставки цветов «Человек и природа». Члены отделения выступали по радио, на страницах газет, прочитали 60 лекций.

В С и м ф е р о п о л с к о м о т д е л е н и и состоялись 5 заседаний, на которых обсуждены 6 докладов и сообщений. В докладах освещен широкий круг вопросов, связанных с современными проблемами биологии (М. К. Маненков), искусственным мутагенезом и охраной среды (Л. С. Мендельсон), распространением и анализом полинозов (С. М. Ясиневская), применением дисперсного анализа для изучения взаимодействий между растениями (С. Ф. Ко-

тов), морфофункциональными аспектами синтеза эфирных масел (Л. М. Теплицкая) и др. Прочитаны 98 научно-популярных лекций, проводились экскурсии, выступления по радио и телевидению.

Ботаники Сумского отделения изучали вопросы влияния загрязнения атмосферы на растительные группировки и рекреационные ресурсы Сумской обл. (М. И. Стеблянюк, К. Д. Гончарова и др.). Исследовали также продуктивность и жизнеспособность лесов Сумской обл. в условиях антропогенных нагрузок (Ю. А. Злобин, М. В. Кохановский, И. Б. Сухой и др.). Проводился мониторинг и прогнозировались количественный и качественный составы засоренности посевов. По полученным материалам составлен учебник «Борьба с засоренностью северо-восточной Украины» (Ю. А. Злобин и др.). По природоохранной тематике прочитаны 250 лекций, опубликованы 78 научно-популярных статей, проведены 10 выступлений по радио и телевидению.

В Ужгородском отделении на 8 заседаниях заслушаны 12 докладов и сообщений, в которых освещались вопросы изучения флоры Закарпатской обл. (П. С. Ловас, В. И. Дашко), биоморфологии некоторых исчезающих видов флоры (В. В. Сабодаш, В. В. Кричфалуший). Значительное внимание уделено обсуждению результатов внедрения во флору Закарпатья новых кормовых видов (В. А. Ходак, Л. И. Янцо, Е. С. Товт), физиологии винограда и озимой пшеницы, проблемам интенсификации хозяйства Закарпатской обл. (И. И. Бубряк). Члены отделения проводят активную научно-популяризаторскую работу, рассказывают о результатах своих исследований на страницах газет и журналов, по областному телевидению, выступают по радио (прочитаны 146 лекций), принимают участие в разработке международных научных проблем.

В Черновицком отделении проведена важная работа по анализу состояния всех заповедных объектов на территории области, разработаны рекомендации по улучшению охранных мероприятий. При активном содействии членов отделения создан заказник республиканского значения «Стебник» (Выжницкий р-н) площадью 576 га для охраны типичных лесов горной части Буковины, редких и исчезающих видов растений. Активно проводилась природоохранная пропаганда. Члены отделения выступали по радио, принимали участие в телепередачах (В. И. Стефанюк, Б. К. Термена, С. С. Костышин, Р. Л. Мацена). По инициативе членов отделения проведена научно-техническая конференция по проблемам природопользования и охраны окружающей среды в связи с развитием агропромышленных комплексов. Члены Черновицкого отделения принимали участие в реконструкции парка в г. Черновцы, в организации выставки цветов, проводили широкую консультативную работу.

В Ялтинском отделении проведены 5 заседаний. Были заслушаны доклады В. Н. Голубева «Биологическая флора Крыма», Е. А. Яблонской «Системный подход к изучению экологической стойкости растений», Ю. С. Вокитина «Актуальные проблемы изучения антропогенной покрывосеменных растений» и др. Особый интерес вызвал доклад Б. М. Миркина «Таксономия и синтаксономия, их отличия и общность». В плане популяризации ботанических знаний прочитаны 211 лекций, проводились экскурсии (96), выступления по радио и телевидению.

На заседаниях Асканийской группы обсуждены результаты исследований физиологических основ стойкости древесных растений в условиях Южной степи Украины (М. М. Панова), принципы картирования растительности Целинной степи (Е. П. Веденьков), перспективы изучения редких и исчезающих видов в заповеднике «Аскания-Нова» (К. Е. Голованева). Члены группы прочитали 15 лекций, проводили экскурсии (37), опубликовали 5 научно-популярных статей.

В Белоцерковской группе на 4 заседаниях заслушаны 7 докладов, которые были посвящены изучению флористического состава дендрариев лесных хозяйств Правобережной Лесостепи УССР (В. М. Гайдамак, С. Н. Гайдамак), редких и исчезающих растений Белоцерковского р-на (Г. В. Кляшторна), интродукции и систематике рода *Chaniaecyparis* (Т. А. Остолецкая) и др. Члены группы проводили экскурсии (115), выступали в периодической печати и по радио.

В Запорожской группе обсуждены 15 докладов, которые касались всестороннего изучения рода *Thymus* и улучшения качественного состава дендрофлоры г. Запорожья. Для населения города и области прочитаны 92 лекции, проведены 88 экскурсий, семинары с работниками аптек по рациональной заготовке и охране лекарственных растений в Запорожской обл.

В Кременецкой группе обсуждены 5 докладов, посвященных преимущественно вопросам природоохранной работы в регионе (И. И. Мартынюк, Е. П. Бурчинская,

М. С. Вовчок). При участии членов группы заложен опытный участок эндемичных и редких растений. Члены группы выступали в местной периодической печати и по радио.

На заседаниях Криворожской группы обсуждены 12 докладов, большая часть которых посвящена структурно-функциональным особенностям искусственных и естественных фитоценозов степи в условиях значительных антропогенных и техногенных влияний. Члены группы принимали активное участие в организации и проведении Всесоюзного координационного совещания по вопросам охраны почвенных ресурсов и рекультивации нарушенных почв. Для трудящихся Кривбасса, ученической и студенческой молодежи прочитаны 70 лекций.

На заседаниях Мелитопольской группы обсуждались доклады, посвященные главным образом изучению физиологических и биохимических особенностей культурных растений в условиях Юга Украины (С. С. Сизов, П. А. Комарницкий, С. М. Козакова и др.). Изучали также водно-болотные растения Мелитопольской обл. (А. В. Яценко), влияние сточных вод на водоросли Молочного лимана (Г. С. Скрипко, С. П. Черевко). Для населения области прочитаны 72 лекции.

В Нежинской группе обсуждены 8 сообщений, посвященных изучению флоры и растительности региона (В. С. Белокопытова, И. М. Солдатова, К. А. Семенихина), вопросам симбиотической фиксации молекулярного азота травянистыми растениями Черниговского Полесья (Н. П. Туник) и др. Члены группы активно пропагандировали природоохранные экологические знания среди населения. Прочитаны 79 лекций, в том числе в народном университете «Природа». Организованы экспозиции к Празднику труда и Международному дню защиты природы. По результатам природоохранной работы члены группы заняли призовые места среди коллективов области.

Согласно плану Раховской группы, прочитаны 8 докладов по вопросам изучения отдельных представителей флоры Карпатского государственного заповедника (Е. И. Романюк, Г. Г. Лазуткина), рассмотрено состояние комплексных исследований по программе биологического мониторинга в Угольском буковом массиве (Д. Д. Сухарюк). Члены группы опубликовали 12 научно-популярных статей, 5 раз выступили по радио и телевидению.

В Ровенской группе проводилась работа по обследованию и изучению лесных массивов Кременецких гор, урочища «Михайловка», оз. Воронки. В результате выявлен ряд редких и исчезающих видов. Территория, прилегающая к оз. Воронки, объявлена заказником республиканского значения. С целью пропаганды ботанических знаний в Ровенской обл. экспонировались передвижные выставки редких и исчезающих видов области, в местной печати организована викторина «Изучайте родную природу», постоянно ведутся рубрики «Красная книга области» и «Памятники природы области». Для медицинских работников и биологов проведена конференция по лекарственным растениям. Под руководством членов группы издана серия плакатов, посвященная редким и исчезающим видам Ровенской обл.

На заседаниях Тернопольской группы обсуждены 14 научных докладов, в частности о влиянии микроэлементов и физиологически активных веществ на рост и развитие культурных растений (К. Н. Векирич, И. Н. Будницкий), об эмбриологических исследованиях рода *Salix* (М. М. Барна), биологических основах борьбы с сорняками (Г. К. Зеленчук), охране редких растений, фитоценозов и памятников природы Западного Подолья (С. В. Зелинка, С. С. Зелинская), выращивании, охране и рациональном использовании лекарственных растений (В. Е. Шиманская, Б. П. Воленик, П. С. Куширык), о лесной растительности Товтр (И. П. Теребуха). Члены группы прочитали 128 лекций и провели 56 экскурсий в природу для учителей и учащихся.

В Уманской группе, кроме докладов на природоохранную тематику и об экологическом образовании в школах и институтах, обсуждены доклады о результатах изучения высшей водной флоры водоемов Собковского лесничества (Г. А. Черная), о биологических основах и разработке прогрессивной технологии выращивания культурных растений (С. М. Гедзь, Ф. Ф. Юхимчук и др.). Члены группы прочитали 88 лекций, проводили экскурсии и выступления по радио.

На заседаниях Черкасской группы обсуждались доклады по вопросам селекции полевых культур (И. Г. Дерий, С. И. Дерий, И. А. Шутенко), ценологических исследований водорослей биологических прудов Черкасского объединения «Азот» (Г. П. Олейник), вегетативного размножения черники *Vaccinium myrtillus* (З. С. Диденко). В плане популяризации ботанических знаний прочитаны 54 лекции для трудящихся области. Проводилась шефская работа в школах, организовывались экскурсии и городские выставки цветов.

В Хомутовской группе обсуждались доклады об итогах изучения биогео-

ценозов Михайловской целины, наблюдения за растениями, занесенными в «Красную книгу», о динамике запасов фитомассы в различных фитоценозах абсолютно заповедного участка Хомутовской степи. На темы охраны природы в школах района прочитаны 14 лекций, проведены 175 экскурсий.

Информация о работе в 1985 г. Житомирского и Тростянецкого отделений, Винницкой и Нижневоротнянской групп УБО не получена.

В отчетном году Президиум Совета УБО подготовил к печати сборник кратких научных сообщений «Достижения фитобиологии» и справочное пособие УБО. Информация УБО о работе в 1984 г. опубликована на страницах «Украинского ботанического журнала» и «Ботанического журнала», издан план работы УБО на 1985—1986 гг. Члены УБО опубликовали более 1000 статей, в том числе 770 научно-популярных статей, заметок, очерков.

Проведена значительная работа по популяризации ботанических знаний. В отчетном году члены УБО для населения Украины прочитали почти 5000 лекций, провели около 3000 экскурсий, 150 раз выступили по радио и телевидению. Они принимали участие в организации и проведении ряда конференций, семинаров, совещаний. Среди них: Координационный совет по проекту Международной программы ЮНЕСКО «Человек и биосфера» (МАВ), научно-практическая конференция молодых ученых и специалистов «Охрана воздушного бассейна в Донбассе», координационное совещание по вопросам озеленения породных отвалов угольных шахт и др.

В Президиуме УБО рассматривались вопросы о подготовке к очередному VIII делегатскому съезду УБО, который должен состояться в мае 1987 г. в г. Ивано-Франковске; принято в члены УБО более 100 человек; рассмотрен ряд организационных вопросов.

28 II—1 III 1985 состоялось заседание Совета УБО, в работе которого приняли участие руководители большинства отделений и групп УБО. В период работы Совета заслушаны и обсуждены научные доклады по наиболее актуальным направлениям ботанической науки, рассмотрены конкретные вопросы, требующие неотложных решений. Среди них отчетный доклад В. Д. Савицкого об итогах работы УБО в 1984 г., отчет ревизионной комиссии, ряд научных докладов.

По заслушанным докладам после детального обсуждения была принята резолюция. В ней отмечены позитивные тенденции в организационной и издательской деятельности УБО, подчеркнуты задачи, поставленные перед украинскими ботаниками на очередной период. Особенно указано на необходимость дальнейшего внедрения результатов фундаментальных исследований в практику различных отраслей народного хозяйства страны.

В. Д. Савицкий.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 29 XII 1985.

«Ботанический журнал» является печатным органом Всесоюзного ботанического общества и ставит своей основной задачей освещение важнейших теоретических и методологических направлений развития современной ботаники.

Журнал включает следующие разделы: Обзорные статьи, Оригинальные статьи, Сообщения, Систематические обзоры и новые таксоны, Флористические находки, Охрана растительного мира, Методика ботанических исследований, Числа хромосом, Юбилей и даты, Потери науки, Критика и библиография, Хроника, Информация о деятельности ВБО, Письма в редакцию.

В Ботаническом журнале печатаются, как правило, статьи членов Всесоюзного ботанического общества. К статье должно быть приложено заявление, в котором необходимо указать адрес, фамилию, имя и отчество автора, его специальность, ученую степень и звание, членство в ВБО.

Редакция «Ботанического журнала» просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными ниже правилами.

1. К печати принимаются только статьи, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные и теоретические выводы.

2. Статьи, являющиеся результатом исследований, проведенных в научно-исследовательских учреждениях или производственных организациях, должны иметь соответствующее направление. Статьи аспирантов и стажеров должны иметь рекомендации их руководителей.

В конце статьи должно быть указано полное название учреждения, в котором выполнена работа.

3. Статьи должны быть технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны, не должны превышать для обзорных статей — 25 машинописных страниц, напечатанных через два интервала; для оригинальных статей — 20, для сообщений — 15, в разделе Критика и библиография — не более 5—6 с. В этот объем входят литература и рисунки (текстовые и вклейки; число последних — не больше двух). Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

4. В редакцию должны быть представлены два экземпляра рукописи, подписанные автором (первый и второй машинописные экземпляры).

5. Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы.

6. В статье ничего не следует подбивать на машинке черточками или точками; выделения курсива, разрядки и т. п. делаются от руки в карандаше, римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской 1 и букв П и Ш, обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания (принята сквозная нумерация сносок в тексте статьи); в десятичных дробях ставить точки после целых чисел, точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если же цифры даются столбцами, то при повторении их не ставить кавычек, а повторять цифры.

Необходимо в сомнительных случаях отмечать строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные — двумя черточками снизу (например: Q — прописная буква, q — строчная буква, 0 — ноль) и пояснять на полях все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов.

7. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть написаны на машинке. Авторы таксонов пишутся один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи.

Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам (это не касается понимания границ таксонов).

8. В таксономических статьях при названии видов и их синонимов приводить только первоисточники и крайне необходимую для раскрытия темы статьи литературу.

9. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение названия по первым буквам; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), повторно: БИН, в лабораториях БИНа и т. п.

10. Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании.

Ссылки на литературу даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: . . . указывал еще В. Л. Комаров (1909) и 2) в случае, когда фамилия автора не дана

в тексте: . . . как прежде указывалось (Жомаров, 1909) или в случае указания страниц (Жомаров, 1909 : 8—11). Для иностранных работ: . . . указывал еще А. Engler (1909) или . . . как прежде указывалось (Engler, 1909). Ссылки на работы располагаются в хронологическом порядке опубликования, например: Мельничук, Панферов, 1972; Медведева, Николаева, 1978; Стариков, Бублин, 1980). Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точном цитировании литературных источников, даваемом в кавычках, указание цитируемых страниц обязательно.

11. Список литературы печатается на машинке на отдельном листе и дается под заголовком «Литература» и оформляется согласно ГОСТам 7.1—7.6, 7.12—7.7 и 7.5—7.8.

Литература в списке располагается так: 1) сначала приводятся работы отечественных авторов в алфавитном порядке в русском, украинском и других подобных написаниях (кириллицей), затем иностранных авторов в латинском алфавите. Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ, 2) инициалы автора или авторов ставятся после фамилий, 3) если приводятся несколько работ одного автора, опубликованных в одном и том же году, то в списке литературы и в текстовых ссылках на список рядом с годом надо ставить буквы в алфавитном порядке: (1960а, б) — для отечественных авторов и (1960а, b, c) — для иностранных авторов. При повторном упоминании в тексте одного и того же автора инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев).

Для журнальных статей последовательно приводятся фамилии автора, инициалы, заглавие статьи, точка, тире, название журнала, год, номер тома и выпуска (арабскими цифрами), число страниц (от—до). Например: Дорофеев П. И. Плоды *Trapella* (*Trapellaceae*) из неогена СССР. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 7, с. 883—888.

Для книг приводятся фамилии и инициалы автора, полное название книги, место издания и издательство, число страниц (всего). Например: Исаченко А. Г. Оптимизация природной среды. М.: Мысль, 1980. 264 с.

Ссылки на Труды, Тезисы и коллективные монографии даются так: Пылаева И. Г., Тяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики. — В кн.: Дикорастущие ягодные растения СССР. Тез. докл. на Всес. совещ. Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1980, с. 139—141.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке следующим образом: Сподобцева Н. И. Сезонный ритм развития и динамика запаса надземной фитомассы основных кормовых растений на оленьих пастбищах лесотундры Таймыра: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 20 с.

12. Все текстовые таблицы должны иметь заголовки и, если их больше одной, порядковую нумерацию, которая ставится над заголовком таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, причем слово таблица сокращается, например: табл. 2.

13. Формат всех иллюстраций должен быть таким, чтобы при их воспроизведении не требовалось уменьшения более чем в 3 раза. На оборотной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны простым мягким карандашом (без продавливания): а) фамилия автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Фотоснимки (для тоновых клише) представляются в двух экземплярах, они должны быть отпечатаны на гладкой (не сатинированной) бумаге, с накатом.

Рисунки в тексте нумеруются арабскими цифрами в порядке первого упоминания их в тексте, после упоминания рисунка в тексте пишется сокращенно: рис. 1, рис. 2 (в круглых скобках или в общем контексте), на поле рукописи делается разметка расстановки рисунков (рис. 1, рис. 2 и т. д.); таблицы на вкладышах нумеруются римскими цифрами.

Все условные обозначения, имеющиеся на рисунке, должны быть объяснены в подписи к рисунку или в тексте, рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей. Выделение легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, и содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте; в подписи к рисунку указывается, что дается на оси абсцисс и что на оси ординат.

Подписи к таблицам-вкладышам, рисункам и картам должны быть напечатаны на машинке на отдельном листе и помещены в конце статьи, вслед за списком литературы.

14. Статьи, публикуемые в разделе «Новые таксоны», должны иметь русские тексты описаний новых таксонов. Публикация материалов о новых таксонах (видов и внутривидовых таксонов) будет осуществляться только при присылке **типа** или изотипа этих таксонов.

15. Авторы оригинальных и обзорных статей должны представлять к печати резюме (на отдельном листе). Желательно название статьи, фамилии авторов и текст резюме сопровождать переводом на английский язык.

Все статьи должны иметь УДК, аннотацию, которая помещается после заглавия статьи. Размер резюме и аннотации определяется объемом статьи, но он не должен превышать 15 строк на машинке.

16. Все статьи за исключением хроникальных и рецензий следует представлять с рефератами. В заголовке реферата должны быть указаны название статьи, инициалы и фамилия автора, название журнала, в котором публикуется данная статья. В конце реферата должно быть приведено число названий в библиографии и указано число рисунков. Размер реферата не должен превышать одной страницы машинописного текста. Реферат нужно представлять в двух экземплярах.

17. Редакция посылает автору одну корректуру, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно выслана обратно в редакцию. Изменения и дополнения в тексте корректуры против оригинала не допускаются, должны быть исправлены только ошибки и опечатки. Неполучение от автора корректуры или несвоевременное ее получение не приостанавливают печатания статьи.

18. Редакция посылает автору бесплатно 25 оттисков статьи.

19. Недоработанные статьи и статьи, написанные с несоблюдением «Правил», возвращаются автору.

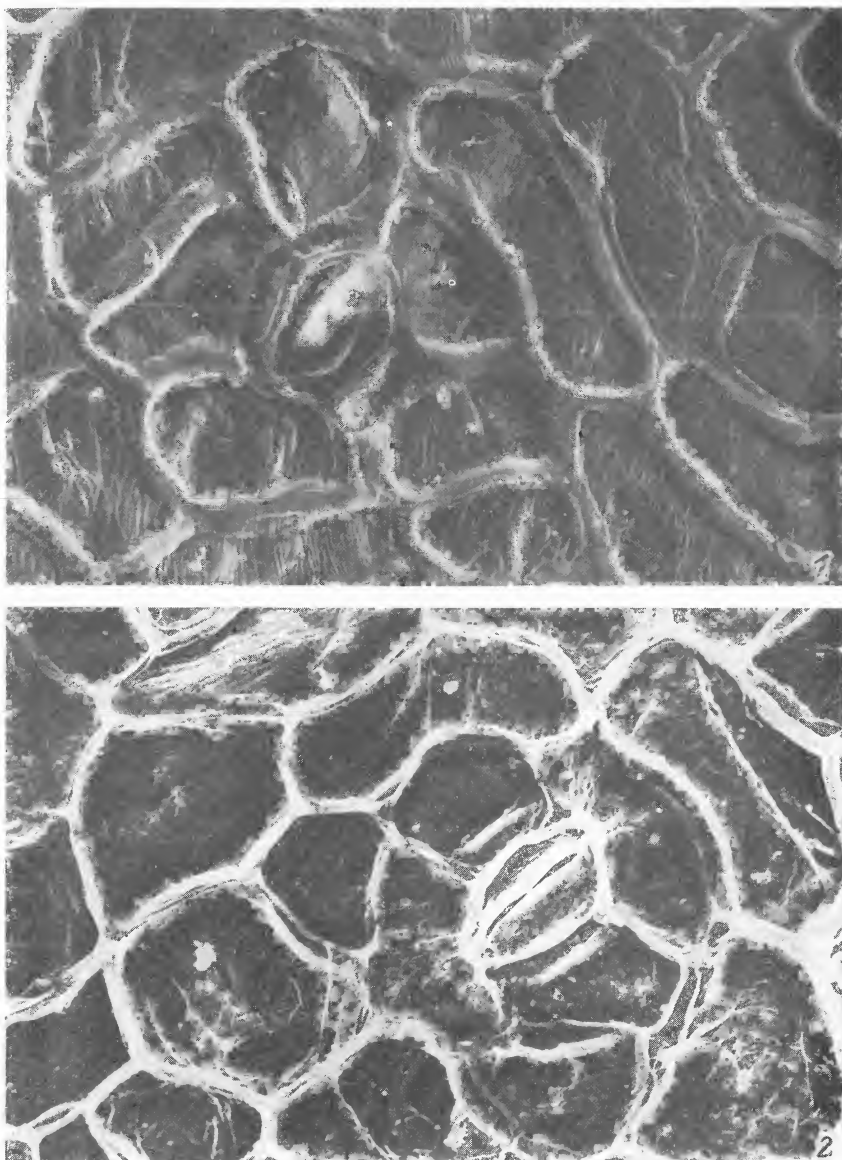


Таблица I. Стефаноцитный тип устьичного аппарата у представителей сем. *Saururaceae* под сканирующим электронным микроскопом.
1 — *Anemopsis californica*, $\times 720$; 2 — *Saururus cernuus*, $\times 940$.

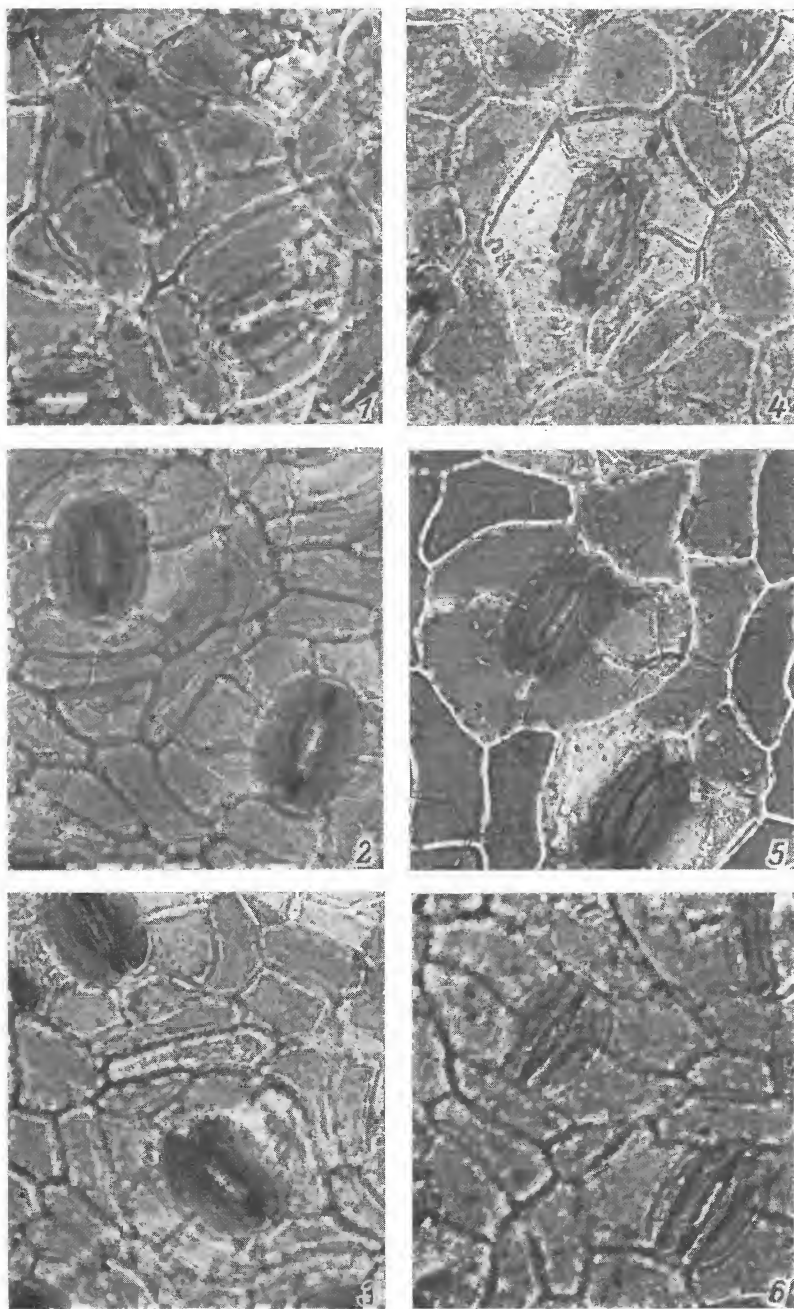


Таблица II. Стефаноцитные устьица у видов рода *Hedyosmum*.

1 — *H. glabratum*, 2 — *H. integrum*, 3 — *H. callososerratum*, 4 — *H. brasiliense*, 5 — *H. arborescens*, 6 — *H. pavonii*. $\times 400$.

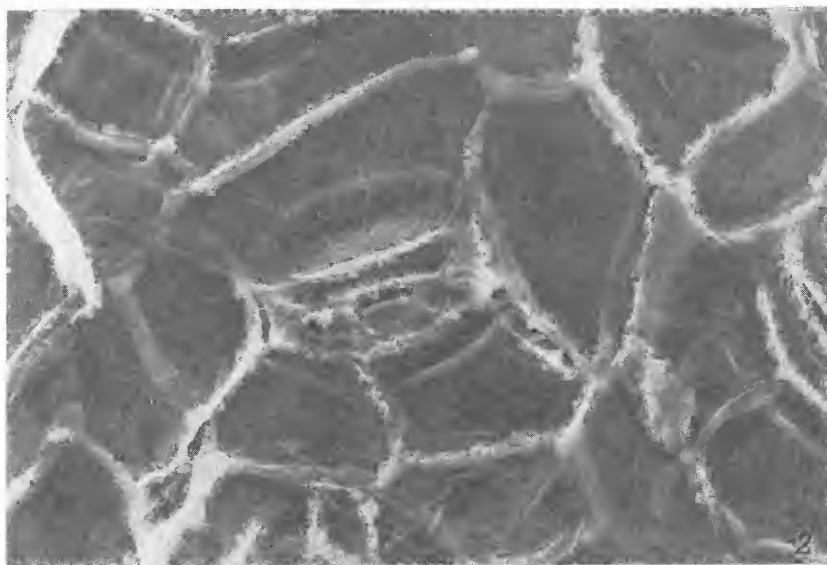
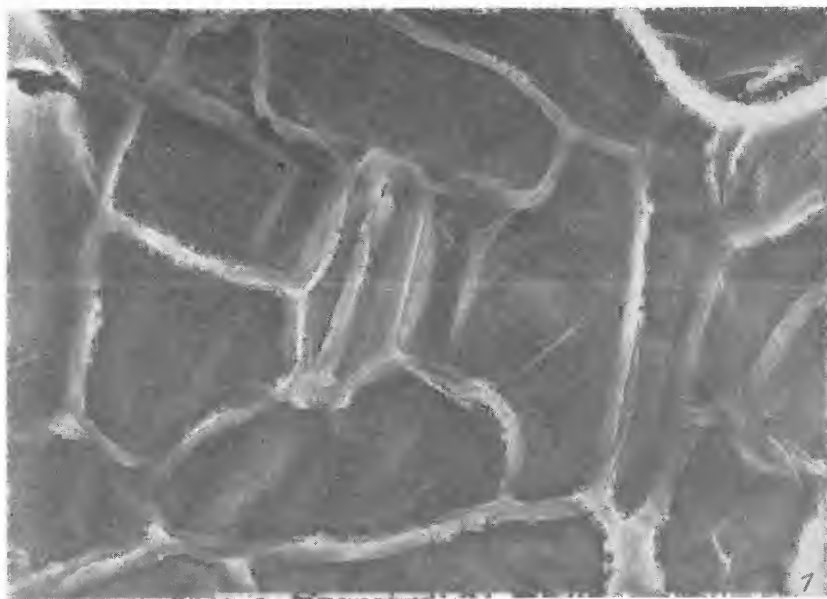


Таблица III. Стефаноцитный тип устьичного аппарата у видов рода *Hedyosmum* под сканирующим электронным микроскопом.
1 — *H. glabratum*, 2 — *H. scabrum*. $\times 860$.

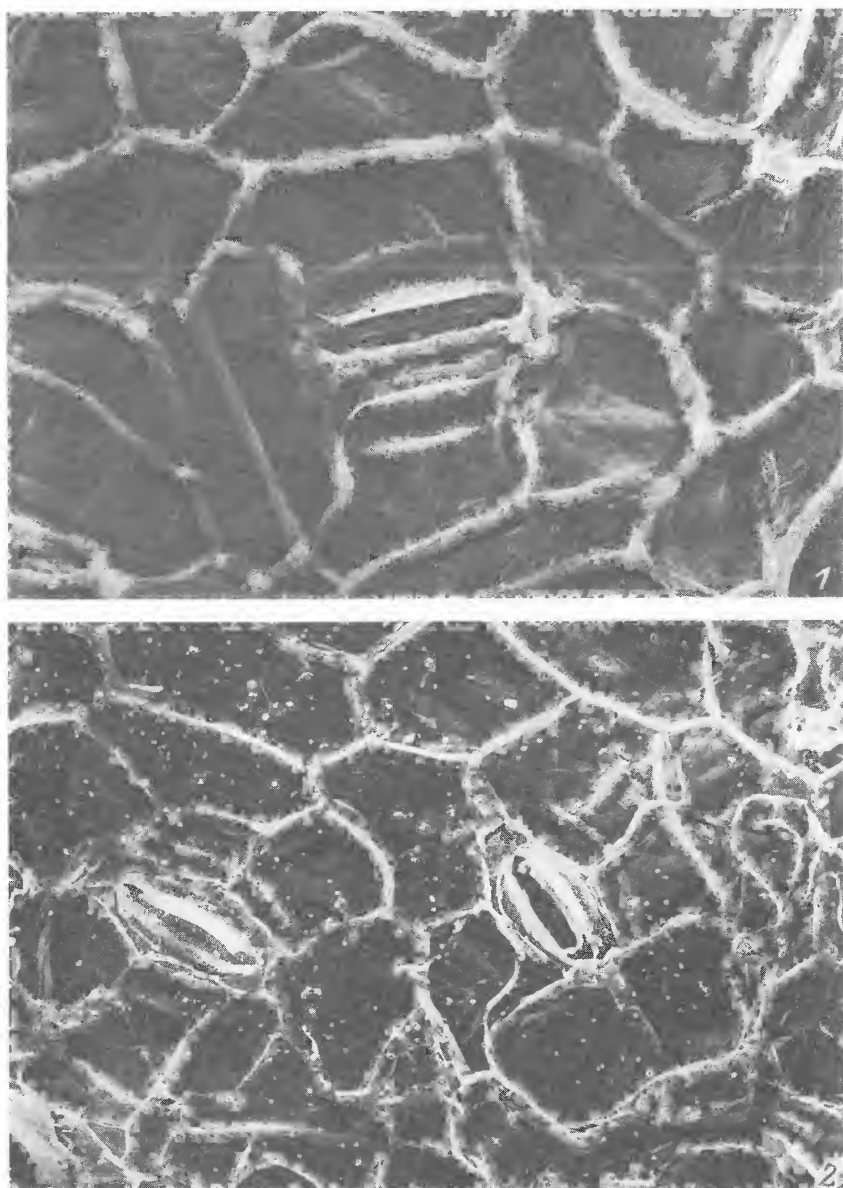


Таблица IV. Стефаноцитный тип устьичного аппарата у видов рода *Hedysmum* под сканирующим электронным микроскопом.

1 — *H. integrum*, $\times 780$; 2 — *H. nutans*, $\times 600$.

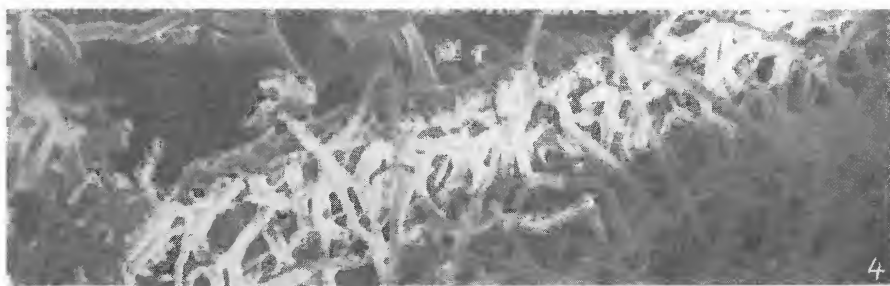
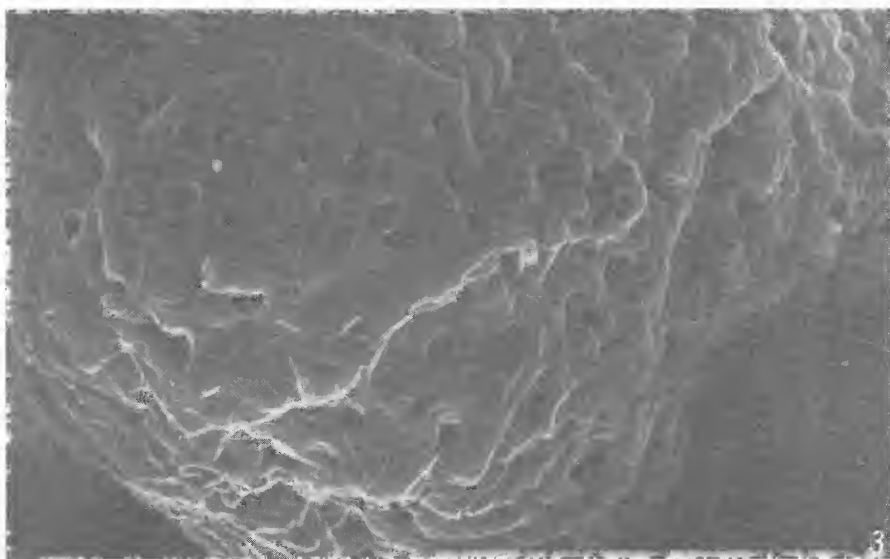
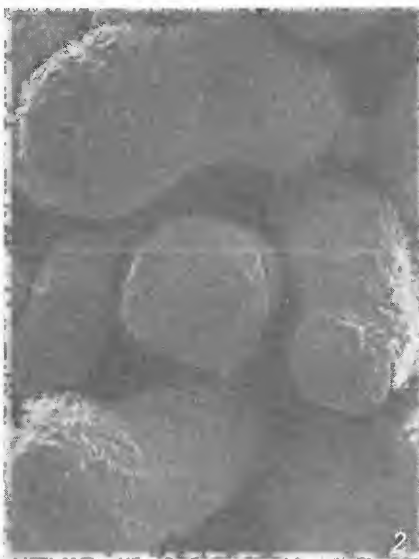
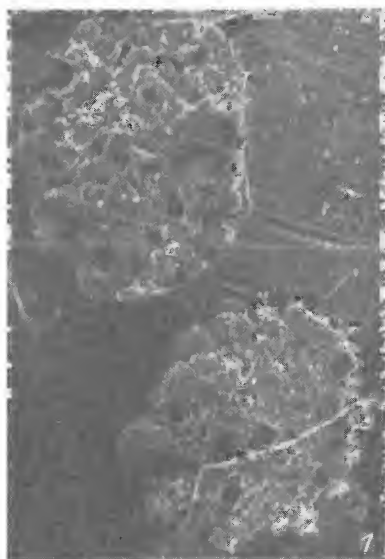
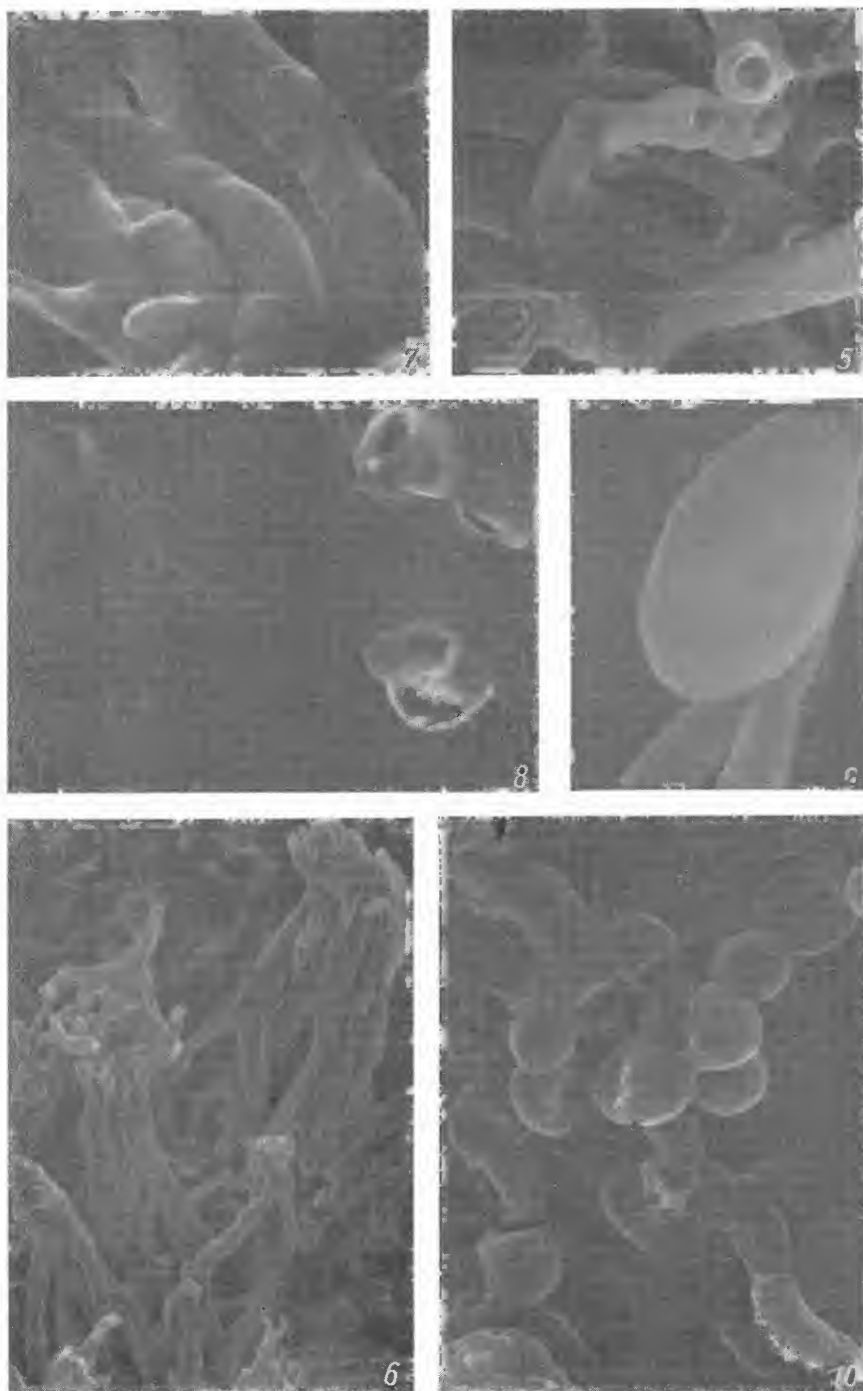


Таблица. *Lobaria pulmonaria* в сканирующем электронном микроскопе.

1 — сорали, в центре которых преобладают соредии (видны разрывы верхнего корового слоя), $\times 40$; 2 — сформированные изидии, $\times 100$; 3 — апикальная часть изидии с сильно складчатым коровым слоем, $\times 700$; 4 — нижний коровой и сердцевинный слой слоевища, $\times 350$.



Продолжение таблицы.

5 — гифы микобионта сердцевинного слоя слоевища, $\times 2000$; 6 — ризины, $\times 350$; 7 — гифы в пределах ризины, $\times 2000$; 8, 9 — клетки фикобионта *Myrmecia* (увел.: 8 — 1000, 9 — 2500); 10 — сине-зеленая водоросль *Nostoc*, $\times 2000$.

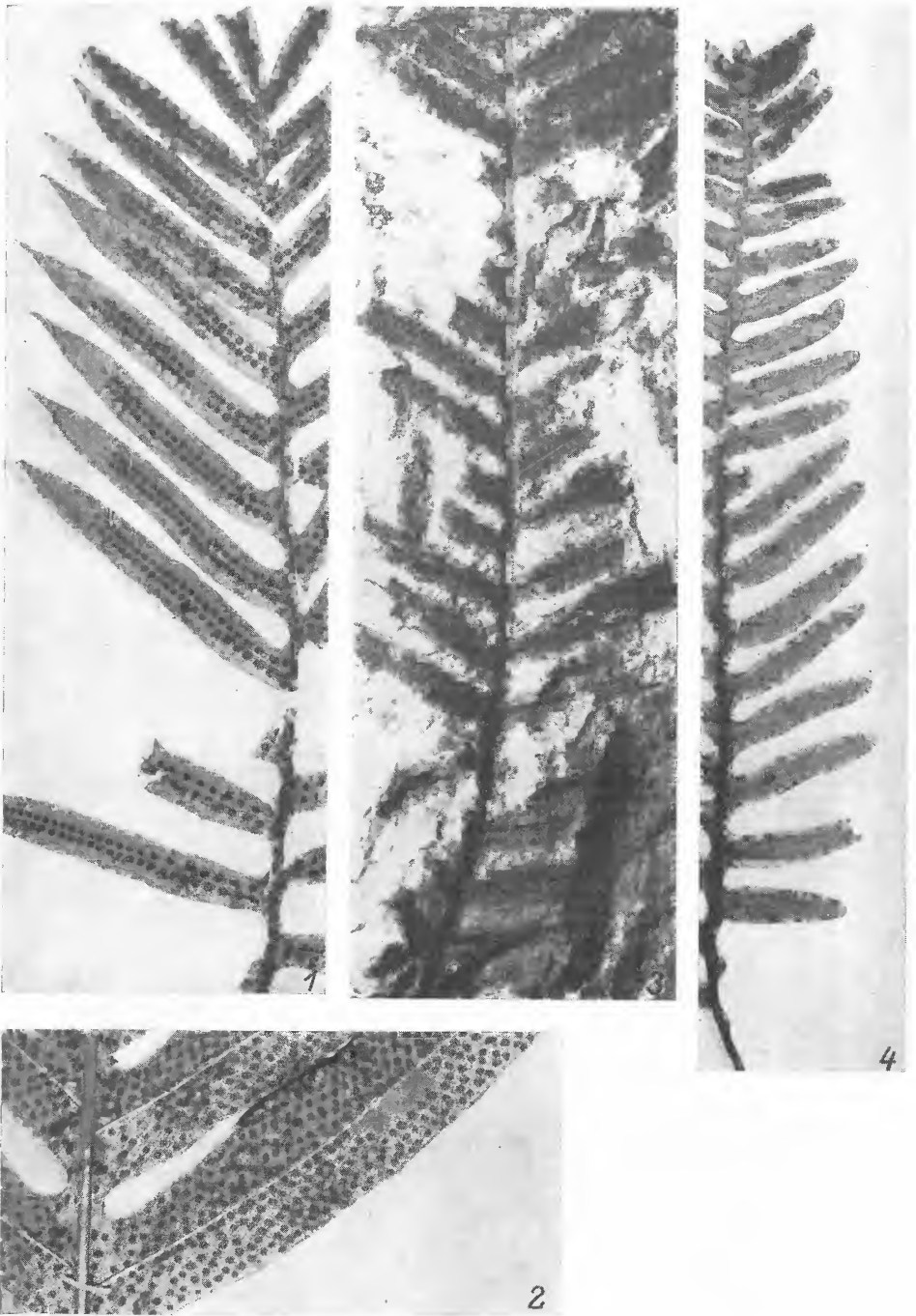


Таблица I.

1 — *Drynaria propinqua*, India, Khasia Hills (LE), уменьшено в 2 раза (фот. Г. И. Петровой); 2 — *D. quercifolia*, Ins. Philip., Cuming, 273 (LE), уменьшено в 2 раза (фот. Г. И. Петровой); 3 — *Protodrynaria takhtajanii*, голотип, обр. 2, колл. 6842 (=2035), ЦНИГР музей им. Ф. Н. Чернышева (Ленинград), верхний эоцен — нижний олигоцен, Тим, Курская обл., уменьшено в 2 раза (фот. С. В. Викулина); 4 — *Drynaria sinica*, Китай, Ганьсу, Пржевальский, 415 (LE), уменьшено в 2 раза (фот. Г. И. Петровой).

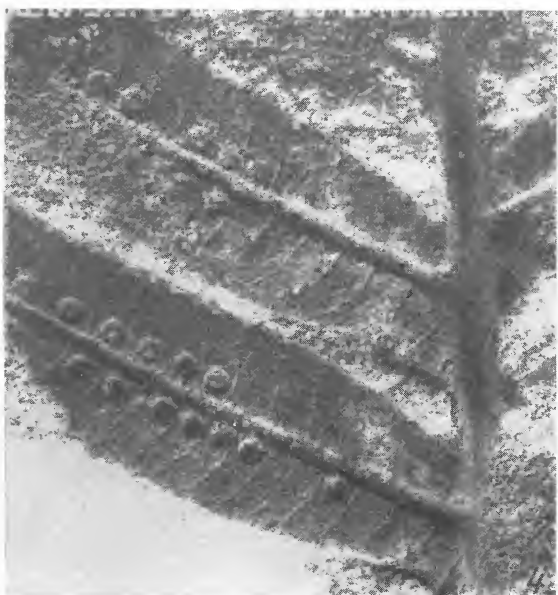
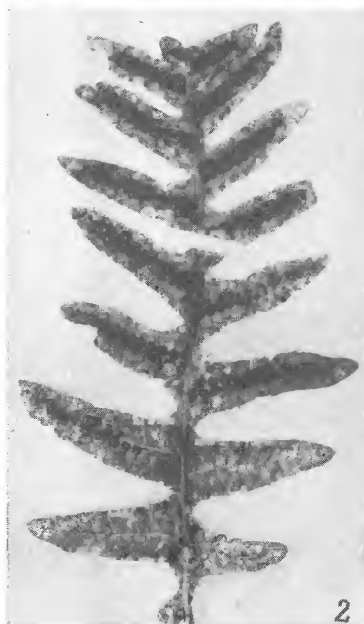


Таблица II.

1, 3 — *Crypsinus laciniatus*, China, Yunnan, 6012 (LE): 1 — уменьшено в 2 раза, 3 — фрагмент листа, увел. 2 (фот. Г. И. Петровой); 2 — *Drynaria mollis*, China, Yunnan, 6616 (LE), уменьшено в 2 раза (фот. Г. И. Петровой); 4 — *Protodrynaria takhtajanii*, фрагмент отпечатка листа, увел. 2 (фот. С. В. Видулина).

CONTENTS

	Page
Karpov S. A. The structure of the axoneme and the external flagellum elements in motile cells of algae and in colourless flagellates	3
Teryokhin E. S., Kravtsova T. I. On the importance of the seed structural features for the systematics of <i>Orobanchaceae</i> of the flora of the USSR	15
Lavrova T. V., Pimenov M. G., Devyatkova G. N. The usage of cluster-analysis in the elucidation of the taxonomic relations of species in the subtribe <i>Foeniculinae</i> (<i>Umbelliferae</i>) of the flora of the USSR	25
Vakarenko L. P., Shelyag-Sosonko Yu. R., Didukh Ya. P. The Crimea foothill vegetation and its botanico-geographical zonation	39
Kamelin R. V., Khasanov F. O. Vertical belts in the vegetative cover of the Kugitang mountain range (South-West Pamiro-Alai)	49
COMMUNICATIONS	59
Baranova M. A. On the stephanocytic type of the stomatal apparatus in <i>Angiospermae</i>	59
Doronkin V. M. On the genus <i>Sisyrinchium</i> (<i>Iridaceae</i>) in the flora of the USSR	62
Ulanova K. P., Volkova S. A., Gorovoy P. G. The genus <i>Miyakea</i> (<i>Ranunculaceae</i>) in the flora of the Far East	64
Fischer M. A. <i>Veronica minuta</i> and <i>Veronica telephitiifolia</i> (<i>Scrophulariaceae</i>) a two independent Caucasian species from different sections of the genus	70
Darbayeva T. E. The flora of the gorge-ravine systems of the Ural river middle-stream drainage basin	73
Razumova M. V. The biology of seed germination in the species of the genus <i>Sorbus</i> (<i>Rosaceae</i>)	77
Matskevich N. V., Tepliakova T. V., Petrova M. M., Tolpisheva T. Yu., Bukharov Yu. P. Some features of the ultrastructural morphology of <i>Lobaria pulmonaria</i> (<i>Stictaceae</i>)	83
SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA	87
Nepomnyashchaya O. A. The system of the genus <i>Adoxa</i> (<i>Adoxaceae</i>)	87
Budantzev A. L. New taxa of the genus <i>Dracocephalum</i> (<i>Lamiaceae</i>) from Mongolia and China	92
Musajev S. G. New nomenclature combinations of some grasses of Azerbaijan	94
Vikulin S. V., Bobrov A. E. A new fossil genus <i>Protodrynaria</i> (<i>Polypodiaceae</i>) from the Paleogene flora of Tim (the south of the Middle Russian upland)	95
Rayenko L. M. New taxa of the family <i>Boraginaceae</i> for Turkmenia	98
Kloczcova N. G. A new genus and species of coralline algae (<i>Corallinales</i> , <i>Rhodophyta</i>) from the seas of the Far East of the USSR	100
OBITUARIES	106
Boch M. S., Romanova E. A. In memory of professor N. Ya. Katz (14 VIII 1894—13 I 1984)	106
Parphyonov V. I., Petrov E. G., Chubanov K. D., Solonovich I. A., Lovchy N. F. Viktor Stepanovich Geltman (1926—1985)	107
CRITICS AND BIBLIOGRAPHY	111
Doronkin V. M. B. A. <i>Wintergoller</i> . Relicts around us. 1984	111
Malyshev L. I. (A review). The vascular plants of the Soviet Far East. T. 1. 1985 . . .	113
Zlobin Yu. A. V. M. <i>Schmidt</i> . The mathematical methods in botany. A text-book. 1984	116
Matveyeva E. P. G. D. <i>Dymina</i> . The meadows of the south of the Far East (Zeisko-Burein Near-Amur region). 1985	119
Malinovsky K. A., Tzarik I. V. P. L. <i>Gorchakovsky</i> , S. G. <i>Shiyatov</i> . Phytoindication of the environment conditions and natural processes in highland. 1985	121
CHRONICLE	124
Zaugolnova L. B., Lyubarsky E. L. The All-Union conference «Population ecology of plants» in memory of A. A. Uranov (January, 28—31, 1986)	124
IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY	128
Savitsky V. D. The Ukrainian botanical society in 1985	128
RULES FOR THE AUTHORS «BOTANICHESKY ZURNAL»	134

СО Д Е Р Ж А Н И Е

	Стр.
Карпов С. А. Строение аксонемы и наружных элементов жгутика у подвижных клеток водорослей и у бесцветных жгутиконосцев	3
Терёхин Э. С., Кравцова Т. И. О значении особенностей строения семени для систематики паразитических (<i>Orobanchaceae</i>) флоры СССР	15
Лаврова Т. В., Пименов М. Г., Девяткова Г. Н. Использование кластер-анализа для выяснения таксономических отношений видов подтрибы <i>Foeniculinae</i> (<i>Umbelliferae</i>) флоры СССР	25
Вакаренко Л. П., Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П. Растительность Предгорного Крыма и его ботанико-географическое районирование	39
Камелин Р. В., Хасанов Ф. О. Вертикальная поясность растительного покрова хребта Кугитанг (юго-западный Памиро-Алай)	49
СООБЩЕНИЯ	59
Баранова М. А. О стефаноцитном типе устьичного аппарата у цветковых	59
Доронькин В. М. О роде <i>Sisyrinchium</i> (<i>Iridaceae</i>) во флоре СССР	62
Уланова К. П., Волкова С. А., Горовой П. Г. Род <i>Miyakea</i> (<i>Ranunculaceae</i>) во флоре Дальнего Востока	64
Фишер М. А. <i>Veronica minuta</i> и <i>Veronica telephiiifolia</i> (<i>Scrophulariaceae</i>) — самостоятельные кавказские виды из различных секций рода	70
Дарбаева Т. Е. Флора овражно-балочных систем бассейна среднего течения реки Урал	73
Разумова М. В. Биология прорастания семян видов рода <i>Sorbus</i> (<i>Rosaceae</i>)	77
Мацкевич Н. В., Теллякова Т. В., Петрова М. М., Толпышева Т. Ю., Бухаров Ю. П. Некоторые особенности ультраструктурной морфологии <i>Lobaria pulmonaria</i> (<i>Stictaceae</i>)	83
СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ	87
Непомнящая О. А. Система рода <i>Adoxa</i> (<i>Adoxaceae</i>)	87
Буданцев А. Л. Новые таксоны рода <i>Dracoscephalum</i> (<i>Lamiaceae</i>) из Монголии и Китая	92
Мусаев С. Г. Новые номенклатурные комбинации некоторых злаков Азербайджана	94
Вигулин С. В., Бобров А. Е. Новый ископаемый род <i>Protodrynaria</i> (<i>Polypodiaceae</i>) в палеогеновой флоре Тима (юг Средне-Русской возвышенности)	95
Раенко Л. М. Новые таксоны семейства <i>Boraginaceae</i> из Туркмении	98
Ключкова Н. Г. Новые род и вид кораллиновых водорослей (<i>Corallinales</i> , <i>Rhodophyta</i>) дальневосточных морей СССР	100
ПОТЕРИ НАУКИ	106
Боч М. С., Романова Е. А. Памяти профессора Н. Я. Каца (14 VIII 1894—13 I 1984)	106
Парфенов В. И., Петров Е. Г., Чубанов К. Д., Солонович И. А., Ловчий Н. Ф. Виктор Степанович Гельтман (1926—1985)	107
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	111
Доронькин В. М. Б. А. Винтерголлер. Реликты вокруг нас. 1984	111
Малышев Л. И. (Рецензия). Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. 1985	113
Злобин Ю. А. В. М. Шмидт. Математические методы в ботанике. Учебное пособие. 1984	116
Матвеева Е. П. Г. Д. Дымина. Луга юга Дальнего Востока (Зейско-Буреинского Приамурья). 1985	119
Малиновский К. А., Царик И. В. П. Л. Горчаковский, С. Г. Шиятов. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорье. 1985	121
ХРОНИКА	124
Заугольнова Л. Б., Любарский Е. Л. Всесоюзная конференция «Популяционная экология растений», посвященная памяти А. А. Уранова (28—31 I 1986)	124
ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ	128
Савицкий В. Д. Украинское ботаническое общество в 1985 г.	128
ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»	134